ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 71

7

ИЮЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. П. Кизим* и *Э. Н. Липпа*

Сдано в набор 10.04.86. Подписано к печати 26.06.86. М-18770. Формат бумаги 70×108[1]/[16].
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.
Усл. кр.-отт. 14.44. Уч.-изд. л. 16.66. Тираж 2213. Тип. зак. 326

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 582.29 : 581.133.1

И. А. Шапиро

АЗОТНЫЙ ОБМЕН У ЛИШАЙНИКОВ И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ

I. A. SHAPIRO. NITROGEN METABOLISM IN LICHENS AND ITS REGULATION

Представлен обзор литературных данных, касающихся усвоения и разложения азотистых соединений у лишайников. Рассмотрены вопросы локализации ферментов азотного обмена в лишайниковых симбионтах.

Лишайники издавна считают растениями с замедленным азотным обменом, со слабым синтезом и распадом белка. Вместе с тем работы последнего десятилетия показывают, что в лишайниках содержатся самые разнообразные ферменты азотного метаболизма. В связи с возросшим интересом к сущности лишайникового симбиоза уделяется большое внимание распределению ферментативной активности между грибным и водорослевым партнерами, а также механизму передвижения азотистых метаболитов от одного симбионта к другому.

Проблема усвоения азота лишайниками имеет важное значение для понимания роли этих растений в круговороте азота. Кроме того, познание механизмов азотного обмена в здоровом организме лишайников может способствовать выяснению влияния различных загрязнителей на эти механизмы и причин повышенной чувствительности лихенофлоры к состоянию окружающей среды.

Фиксация азота из атмосферы

В 1955 г. G. Bond и G. D. Scott впервые показали способность лишайников с синезеленым фикобионтом фиксировать атмосферный азот. Табл. 1, в которой собраны данные о скорости усвоения азота у разных видов, дает представление об активности нитрогеназного комплекса у лишайников. Следует, однако, иметь в виду различия в условиях эксперимента и в методике исследований. Косвенный метод по восстановлению ацетилена менее точен, чем использование меченого $^{15}N_2$. Показано непостоянство отношения восстановленного ацетилена к фиксированному азоту: оно колеблется у разных лишайников от 4 до 22 (Millbank, 1981; Horstmann e. a., 1982).

Скорость азотфиксации у лишайников в большой степени зависит от влияния внешних факторов. Больше всего лимитирует работу нитрогеназы влажность таллома: у *Stereocaulon paschale* (Huss-Danell, 1977a; Crittenden, Kershaw, 1978, 1979) и у двух видов рода *Peltigera* (MacFarlane, Kershaw, 1977; Englund, 1978) фиксация азота начиналась только тогда, когда влажность достигала примерно 100 % от сух. веса слоевища. Оптимальным же для *P. aphthosa* было насыщение 500—600 %.

К температуре фермент не так чувствителен: лишайники могут фиксировать азот при 5—10, а иногда и при 1 °С (Maikawa, Kershaw, 1975; Kelly, Becker, 1975), однако оптимум температуры для большинства видов лежит между 20 и 30°. После 40° азотфиксация, как правило, прекращается. Показано, что выносливость к высоким и низким температурам коррелирует с экологической приуроченностью той или иной популяции лишайников. Об этом свидетельствует, например, опыт, проведенный J. D. MacFarlane и K. A. Kershaw (1978) на двух разновидностях рода *Peltigera*. Образцы *P. canina* var. *praetextata* (Floerke in Somm.) Hue, росшей в лесу, и *P. canina* var. *rufescens* (Weis.) Mudd.

ТАБЛИЦА 1

Активность нитрогеназы у разных видов лишайников

Вид	Место сбора	Активность нитрогеназы	Литературный источник
	нмоль C_2H_4 на г сух. веса/ч		
Peltigera canina (L.) Willd.	Канада	2370	Kershaw, 1974
	» , субарктическая зона	973	Maikawa, Kershaw, 1975
	» , умеренная зона	1326	То же
P. evansiana Gyel.	»	2960	Kershaw, 1974
P. polydactyla (Neck.) Hoffm.	»	1480	То же
P. praetextata (Somm.) Vain.	»	2310	» »
Stereocaulon paschale (L.) Fr.	Швеция	88—112	Huss-Danell, 1977a
	» , открытая почва	116	Huss-Danell, 1978
	» , из-под снега	15	То же
	Канада	900	Crittenden, Kershaw, 1978
	»	0—1000	Crittenden, Kershaw, 1979
Виды родов *Sticta* и *Pseudocyphellaria*	Новая Зеландия	12—3120	Green e. a., 1980
	мкг N на г сух. веса/ч		
Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm.	Великобритания	1.05—2.45	Millbank, 1981
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	Финляндия	8.7—21.5	Kallio e. a., 1976
P. membranacea (Ach.) Nyl.	Великобритания	3.25—23.06	Millbank, 1981
P. polydactyla	»	4.63—13.08	То же

с открытого местообитания инкубировали от 1 до 40 дней при температурах 25, 35 и 40°. Оказалось, что длительное хранение при высокой температуре гораздо сильнее понизило нитрогеназную активность у лесного лишайника, практически не испытывавшего в природе таких воздействий, чем у var. *rufescens*, который часто нагревается летом полуденными лучами солнца. Температурная адаптация нитрогеназы у *P. canina* показана также в работе E. Maikawa и K. A. Kershaw (1975). Этот лишайник, собранный в субарктической зоне Канады, проявил максимальную активность фермента при 16°, а собранный в умеренной зоне — при 21°. К тому же уровень наибольшей активности оказался в умеренном районе на 40 % выше, чем в субарктическом.

Фиксация азота из атмосферы происходит у лишайников в основном на свету, когда накапливаются необходимые для нитрогеназы фотосинтетические продукты и ATP. Однако часто азотфиксация продолжается после наступления темноты, что говорит об экономном расходовании накопленных на свету углеводов и энергии (Kershaw e. a., 1977; Huss-Danell, 1979).

Источником углерода для связывания аммония при темновой азотфиксации, по предположению A. N. Rai и соавторов (1981a), могут быть особые полиглюкозидные тельца, полимеры глюкозы, найденные в синезеленом симбионте *Peltigera aphthosa* и разрушающиеся в темноте за 24—36 ч. Такие углеводные запасы, видимо, могут накапливаться в теле *Nostoc* по причине слабого роста этой водоросли в симбиозе и весьма скромных собственных потребностей в углеводах. При разложении полиглюкозидов в темноте продукты распада поступают в характерный для синезеленых водорослей пентозофосфатный цикл и далее используются как углеродные скелеты для связывания аммония и вывода его из сферы действия нитрогеназы, что усиливает активность фермента.

Вторым источником углеродных цепей, очевидно, служит темновая фиксация CO_2. В опытах, проведенных на *P. aphthosa* с меченым $NaH^{14}CO_3$, было показано, что этот процесс в лишайнике происходит путем β-карбоксилирования, причем сильнее всего метились щавелево-уксусная и аспарагиновая кислоты. Из карбоксилирующих ферментов наиболее активными оказались рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилаза и фосфоэнолпируваткарбоксилаза. При инги-

бировании последнего фермента малеиновой или малоновой кислотой снижалась и активность нитрогеназы (Rai e. a., 1983).

Лишайники обладают уникальной способностью восстанавливать нитрогеназную активность после глубокого стресса, будь то обезвоживание, высокие и низкие температуры или затенение. Так, K. Huss-Danell (1977b) хранила *Stereocaulon paschale* в эксикаторе с содержанием влаги 3—4 % до 75 недель, после чего требовалось лишь 36-часовое увлажнение для полного восстановления активности нитрогеназы. Чем более интенсивному высушиванию подвергается слоевище, тем дольше продолжается восстановление фермента. *Peltigera polydactyla*, хранившаяся в воздушно-сухом состоянии, гораздо быстрее возвращала исходную скорость азотфиксации, чем этот же лишайник, выдержанный в эксикаторе (Kershaw, Dzikowski, 1977).

В ряде работ показано восстановление азотфиксации на свету после темнового периода. При перенесении *P. polydactyla* в темноту всего на 1 мин (MacFarlane e. a., 1976) активность нитрогеназы уменьшилась почти вдвое. Однако возвращение на свет вызвало немедленное и полное восстановление активности. Так же быстро репарировала нитрогеназа после более длительного — до 45 мин — темнового периода. Если же лишайник находился в темноте 2 ч и более, для полного восстановления ферментативной активности требовался все возрастающий лаг-период. Когда темновые потери углеводов компенсировались поступлением экзогенной глюкозы или маннита, активность нитрогеназы возрастала и ее восстановление после темнового периода ускорялось.

Как известно, лишайники очень чувствительны к загрязнению окружающей среды. Исследования показали, что наряду с другими физиологическими процессами под влиянием загрязнения страдает и азотфиксация. Так, при перемещении лишайников *Stereocaulon paschale* и *Nephroma arcticum* (L.) Torss. из района субарктической станции Кево в город Турку их нитрогеназная активность понизилась на 80—90 % (Kallio, Varheenmaa, 1974). Лабораторные исследования показали, что нитрогеназа у *S. paschale* более чувствительна к двуокиси серы, чем фотосинтез, причем в кислой среде ингибирование азотфиксации происходит сильнее, чем в щелочной (Hällgren, Huss, 1975). *Peltigera canina* оказалась более устойчивой к влиянию сернистого газа. Хотя в общем активность нитрогеназы снижалась при парциальном давлении SO_2 от 0.1 до 500 ppm, но при 30 ppm наблюдалось стимулирование фермента (Henriksson, Pearson, 1981). Сокращение азотфиксации было продемонстрировано для *Collema tenax* (Sw.) Ach. и *Lecidea* sp. при обработке их фтором, свинцом и бисульфитом натрия (Sheridan, 1979).

Нитрогеназа сосредоточена в синезеленом фикобионте лишайников. Чаще всего в качестве такого симбионта выступает *Nostoc*, реже — *Scytonema*, *Stigonema*, *Calothrix* и др. Хотя до сих пор выделение и очистка нитрогеназы из них не проводились, по всей вероятности, фермент сходен по структуре с нитрогеназой свободноживущих цианофитов (Кретович и др., 1983). Как и фермент других азотфиксирующих организмов, нитрогеназа синезеленых водорослей (1.18.2.1) состоит из более высокомолекулярного MoFe-белка и низкомолекулярного Fe-белка, причем азотфиксирующей активностью обладает лишь комплекс обоих компонентов. В состав активного центра нитрогеназы входит молибден. Молибдокофактор, кроме каталитической функции, по-видимому, объединяет мономеры MoFe-белка в димеры, а также участвует в формировании активного ATP-связывающего центра нитрогеназы. Это делает понятными результаты опытов J. L. Horstmann с соавторами (1982), в которых опрыскивание растворами молибдена подняло нитрогеназную активность у *Lobaria pulmonaria* на 180, а у *L. oregana* (Tuck.) Müll. Arg. — на 50 %.

В оптимальных для работы нитрогеназы условиях in vitro лишь 50—75 % доступных электронов идут на восстановление молекулярного азота, а остальные расходуются ферментом на восстановление протонов воды и выделение молекулярного водорода. J. W. Millbank (1982) показал, что из трех изученных им лишайников у *Peltigera membranacea* и *P. polydactyla* значительное выделение водорода происходило только при температуре не ниже 25°, а у *Lobaria pulmonaria* оно совсем не наблюдалось. Видимо, образующийся водород сразу рецикли-

зуется гидрогеназой, что значительно экономит энергетические запасы лишайника.

Среди регуляторов синтеза и активности нитрогеназы хорошо известен аммоний, который вызывает репрессию синтеза обоих компонентов фермента и может ингибировать нитрогеназную активность в качестве конечного продукта реакции. A. N. Rai с соавторами (1983) показали на лишайнике *Peltigera aphthosa* стойкую обратную зависимость между нитрогеназной активностью и аммонием, пул которого возрастает с усилением ингибирования активности фермента. В опытах L. Hällbom и B. Bergman (1983) восстановление ацетилена подавлялось у *P. praetextata* и *P. aphthosa* ионами аммония и в меньшей степени — ионами нитрата. Самым же сильным репрессором нитрогеназной активности оказался раствор NH_4NO_3.

Важнейшим фактором, регулирующим азотфиксацию, является парциальное давление кислорода. При высоком давлении наблюдается полная репрессия синтеза нитрогеназы. Давление кислорода внутри лишайникового таллома, измеренное с помощью микроэлектродов (Millbank, 1977), оказалось ниже атмосферного. Оно возрастает при освещении и падает в темноте, однако полный анаэробиоз внутри таллома никогда не достигается. Тем не менее нитрогеназа симбиотических синезеленых водорослей защищена от кислорода будучи локализована в гетероцистах, не способных образовывать этот газ.

C. J. B. Hitch и J. W. Millbank (1975a, b) подсчитали число гетероцист у цианобионтов 46 видов лишайников. Оказалось, что у видов с одним только синезеленым фикобионтом число гетероцист очень мало — порядка 4 % от общего количества клеток. Если же лишайник имеет два фикобионта (зеленый в талломе и синезеленый в цефалодиях), то процент гетероцист в нитях цианофита возрастает примерно в 10 раз. Авторы полагают, что близость зеленого фикобионта и усиленное снабжение продуктами фотосинтеза стимулируют образование гетероцист. Число гетероцист в нитях симбионта прямо коррелирует с нитрогеназной активностью лишайника. *Peltigera aphthosa*, у которой *Nostoc* находится в цефалодиях, имела в 6 раз большую частоту гетероцист и в 5 раз более активную нитрогеназу, чем *P. canina* и *P. polydactyla*, у которых синезеленый фикобионт расположен в талломе.

Образование гетероцист происходит по мере роста лишайника. B. Englund (1977) показала, что в мелких цефалодиях, расположенных в молодых растущих частях лопастей *P. aphthosa*, частота гетероцист составляла 14.1 %, а в более зрелых цефалодиях в центре лопастей их было 21—22 % от общего числа клеток *Nostoc*. По предположению G. B. Feige (1978), дифференцировка гетероцист связана с синтезом гликолипидов.

Восстановление нитратов

Если атмосферный азот доступен только лишайникам с синезеленым фикобионтом, то нитраты должны использоваться гораздо шире. Способность поглощать нитратные ионы показал D. C. Smith (1960) для лишайника *Peltigera polydactyla*, а также Hällbom и Bergman (1983) — для *P. praetextata* и *P. aphthosa*. Заметив сокращение нитрогеназной активности у *P. praetextata* под влиянием нитратных ионов, авторы предположили, что в этом лишайнике действует эффективная нитратредуктаза, которая, как известно, может конкурировать с нитрогеназой за молибден, углеводные продукты фотосинтеза и доноры электронов (Львов и др., 1980). Нитратредуктазы (1.6.6.1; 1.6.6.2; 1.6.6.3 и 1.6.6.4), широко распространенные в растительном мире, катализируют первый этап восстановления нитратов, в конечном же итоге образуется аммоний, идущий на построение растительных аминокислот.

Нитратредуктазная активность была обнаружена у ряда лишайников (Шапиро, 1983). Фермент индуцировался при инкубации слоевищ на растворе нитратов. При этом скорость восстановления нитрата зависела от степени его доступности для таллома. Так, *Stereocaulon vesuvianum* Pers., образующий плотные, плохо смачиваемые подушки, имел наименьшую активность нитратредуктазы. Напротив, *Nephroma arcticum* и *Lobaria pulmonaria* с их широко-

лопастными слоевищами, распластанными у первого вида по земле, а у второго — по стволу дерева, показали самую высокую активность.

Аммиак, образовавшийся в процессе фиксации молекулярного азота, при восстановлении нитратов или непосредственно поглощенный из окружающих водных растворов, далее усваивается с образованием первичных аминокислот и амидов.

Усвоение аммиака

Глютаматдегидрогеназа, один из самых распространенных в животном и растительном мире ферментов, катализирует взаимопревращение α-кетоглютаровой и глютаминовой кислот с одновременным взаимопревращением неорганического азота аммония и органического α-аминного азота.

Из трех известных глютаматдегидрогеназ, различающихся по специфичности к кофактору, у лишайников обнаружен только NADP-зависимый фермент (1.4.1.4). В слоевище *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf скорость прямой реакции восстановительного аминирования в 7.5 раза превышала скорость обратной реакции, окислительного дезаминирования (Jäger, Weigel, 1978). Th. Bernard и G. Goas (1979) нашли в талломе *Lobaria laetevirens* (Lightf.) Zahlbr. две NADP-специфичные глютаматдегидрогеназы. Наиболее активная из них, локализованная в микобионте, была очищена в 122 раза и оказалась, так же как у *P. furfuracea*, более активной в прямой реакции, чем в обратной.

В опытах с меченым $^{15}N_2$ (Rai e. a., 1981b) при ингибировании в цефалодиях *P. aphthosa* ферментов глютаминсинтетазы и глютаматсинтазы почти вся метка в течение 30 мин поступала в глютаминовую кислоту — веское доказательство ассимиляции аммония через глютаматдегидрогеназу.

W. D. P. Stewart и P. Rowell (1977), используя гистохимическое окрашивание тканей, доказали, что у лишайника *Peltigera canina* глютаматдегидрогеназа расположена в грибных гифах, ближайших к синезеленому фикобионту, а у *P. aphthosa* — в гифах цефалодиев, т. е. также в непосредственной близости к цианобионту. Напротив, у лишайника *Pseudevernia furfuracea* (Jäger, Weigel, 1978), имеющего только зеленую водоросль, активность глютаматдегидрогеназы принадлежит главным образом фикобионту.

Из ферментов, катализирующих аминирование других кетокислот, имеются сведения только об аланиндегидрогеназе (1.4.1.1) у *P. canina* (Stewart, Rowell, 1977) и у *P. aphthosa* (Rai e. a., 1980, 1981b).

Глютаминсинтетаза (6.3.1.2), катализирующая синтез глютамина из глютамата и аммония в присутствии ATP и ионов магния или марганца, найдена в лишайниках *P. canina* и *P. aphthosa* (Stewart, Rowell, 1977; Rai e. a., 1980), а также у 5 других видов (Шапиро, 1983).

Stewart и Rowell (1977) показали, что у синезеленого фикобионта *Nostoc*, развивающегося в лишайниках *P. canina* и *P. aphthosa*, активность глютаминсинтетазы гораздо ниже, чем у той же водоросли, изолированной из таллома и живущей в культуре. По мнению этих исследователей, почти полное отсутствие глютаминсинтетазы в цианобионте позволяет аммонию, образующемуся в процессе азотфиксации, переходить к грибу и не ингибировать деятельность нитрогеназы.

В талломе *P. aphthosa* глютаминсинтетазная активность оказалась более значительной, чем в цефалодиях. Таким образом, у этого лишайника синтез аммония из атмосферного азота происходит в цефалодиях, а его включение в глютамин — в слоевище (Rai e. a., 1980).

Активность аминотрансфераз, катализирующих реакции переаминирования, до сих пор установлена только у двух лишайников. Это глютамат-оксалоацетат-трансаминаза (2.6.1.1) и глютамат-пируват-трансаминаза (2.6.1.2) у *Pseudevernia furfuracea* (Jäger, Weigel, 1978) и у *P. aphthosa* (Rai e. a., 1981b).

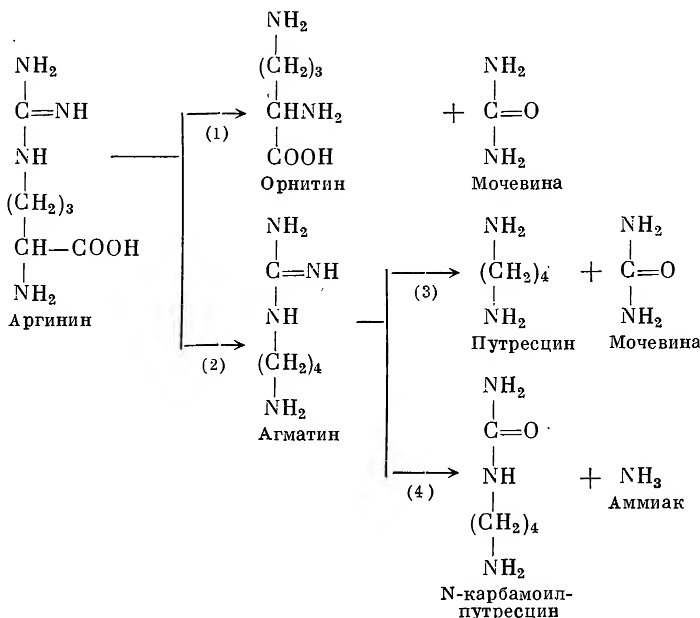
О присутствии указанных ферментов в слоевище лишайников говорит не только непосредственное определение их активности, но и весьма разнообразный состав свободных и связанных аминокислот у этих организмов. Например, у *Platismatia glauca* (L.) W. Culb. et C. Culb., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. и *Pseudevernia furfuracea* найдено более 20 свободных аминокислот и связанных аминов (Jäger, Weigel, 1978). Глютаминовая кислота и глютамин намного

превосходили по количеству все остальные аминокислоты. Такое же преобладание глютаминовой кислоты было обнаружено у *P. aphthosa* (Rai e. a., 1981b) и у *P. canina* (Шапиро, 1983). В опытах с $^{15}N_2$ глютамат метился намного быстрее, чем аланин и аспартат (Rai e. a., 1981b). Все это дает основание полагать, что главная часть неорганического азота, поглощаемого лишайниками, включается в метаболизм через глютаминовую кислоту, а остальные аминокислоты образуются вторично, путем переаминирования.

Разложение азотистых соединений

Среди свободных аминокислот в лишайниках часто встречается L-аргинин. В талломе *Evernia prunastri* (L.) Ach. его количество в 40 раз превышало уровень других аминокислот (Legaz e. a., 1982). Пути превращения аргинина у этого лишайника, по данным C. Vicente и его сотрудников, представлены на схеме.

Пути метаболизма аргинина в слоевище лишайника *Evernia prunastri*



(1) — аргиназа, (2) — аргининдекарбоксилаза, (3) — агматинамидиногидролаза, (4) — агматиниминогидролаза.

Главный путь метаболизма аргинина — его гидролиз с образованием орнитина и мочевины, катализируемый ферментом аргиназой (3.5.3.1). При инкубации дисков, вырезанных из слоевища *E. prunastri*, на растворе аргинина активность аргиназы возрастала в течение 6 ч (Legaz, Vicente, 1980) и в слоевище появлялся орнитин (Legaz e. a., 1982). Инкубация на аргинине вызывала синтез ферментного белка de novo, о чем свидетельствует ингибирующее действие на аргиназу антиметаболитов циклогексимида и актиномицина D. Однако наряду с индуцируемой формой аргиназы была найдена небольшая активность конститутивного фермента, существующего в лишайнике постоянно (Legaz, Vicente, 1982). Аргиназа из *E. prunastri* была очищена в 160 раз. Агматин действовал на нее как неконкурентный ингибитор, мочевина была конкурентным ингибитором.

Второй путь разложения аргинина, его декарбоксилирование с образованием агматина, катализируется ферментом аргининдекарбоксилазой (4.1.1.19). Активность этого фермента была обнаружена при инкубации таллома *E. prunastri* на растворе аргинина, росла в течение 4 ч, а позже снижалась (Vicente, Legaz, 1983). При добавлении в инкубационную среду таких метаболитов аргинина, как орнитин, агматин, путресцин или мочевина, активность аргинин-

декарбоксилазы снижалась, все 4 соединения действовали как конкурентные ингибиторы.

Агматин, образующийся в реакции декарбоксилирования аргинина, может разлагаться двумя путями. Образуются либо путресцин и мочевина под действием фермента агматинамидиногидролазы (агматиназы, 3.5.3.11), либо N-карбамоилпутресцин и аммиак под действием агматиниминогидролазы (агматиндезиминазы, 3.5.3.12). Оба эти фермента индуцируются в слоевище *E. prunastri* в результате инкубации на аргинине. Первый из них был очищен в 485 раз (Vicente, Legaz, 1982), второй — в 35.4 раза (Legaz e. a., 1983). Табл. 2 показывает распределение ферментов распада аргинина между симбионтами *E. prunastri*.

ТАБЛИЦА 2

Распределение активности ферментов метаболизма аргинина и уреазы между симбионтами лишайников

Фермент	Вид лишайника	Активность фермента, % от активности интактного таллома		Литературный источник
		микобионт	фикобионт	
L-аргиназа	*Evernia prunastri*	32.92	67.08	Legaz, Vicente, 1981
L-аргининдекарбоксилаза	То же	23.61	76.39	То же
Агматинамидиногидролаза	» »	6.25	93.75	» »
Агматиниминогидролаза	» »	83.15	—	Legaz e. a., 1983
Уреаза	» »	7.25	92.48	Legaz, Vicente, 1981
	Parmelia roystonea Vicente et Xavier Filho	54.0	46.0	Xavier Filho, Vicente, 1978
	Cladonia verticillaris (Raddi) Fr.	—	75.0	Vicente, Xavier Filho, 1979
	Lecidea erratica Körb.	~100	—	Schofield, 1964

Согласно гипотезе V. Ahmadjian (1966), важную роль в азотном и углеводном обмене лишайников играет уреаза. Мочевина, которая поступает в таллом из окружающих растворов или образуется при распаде аминокислот самого лишайника, гидролизуется под действием уреазы с образованием углекислого газа и аммония. Увеличение парциального давления двуокиси углерода в клетках фикобионта усиливает фотосинтез, соответственно увеличивается синтез углеводов. Аммоний же не только служит дополнительным источником азота, но и повышает проницаемость мембран и способствует току питательных веществ к микобионту.

Уреаза широко распространена в лишайниках (Galinou, 1954; Моисеева, 1961; Шапиро, 1977). E. A. Schofield (1964) нашел высокую уреазную активность у микобионта лишайника *Lecidea erratica*, Т. А. Щербакова (1982) — у *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, *C. rangiferina* (L.) Nyl., *C. tenuis* (Flk.) Hale et W. Culb. и *Cetraria islandica* (L.) Ach. Индукция фермента при инкубации на растворе мочевины была показана в слоевище *Parmelia roystonea* (Xavier Filho, Vicente, 1978), *Lobaria pulmonaria* (Vicente e. a., 1978), *Cladonia verticillaris* (Vicente, Xavier Filho, 1979) и *Evernia prunastri* (Cifuentes e. a., 1981).

С помощью ингибиторов белкового синтеза было доказано образование уреазы de novo. Вместе с тем у *E. prunastri* (Legaz, Brown, 1983), возможно, имеет место и активация конститутивного фермента, поскольку он появлялся в течение очень короткой, 3-минутной инкубации на мочевине. У лишайника с синезеленым фикобионтом *Peltigera canina* уреаза также была обнаружена без инкубации на мочевине (Brown e. a., 1982).

Было показано влияние на уреазную активность полифенольных лишайниковых соединений. Так, у *Parmelia roystonea* существовала обратная зависимость между активностью уреазы и количеством капературовой кислоты (Xavier Filho, Vicente, 1978). Ацетоновый экстракт из *Lobaria pulmonaria*, содержавший

сумму лишайниковых веществ этого вида, за 3 ч вызывал потерю активности уреазы в слоевище на 90 %. На ярком свету увеличивалось количество лишайниковых веществ и падала уреазная активность (Vicente e. a., 1978). Очищенная в 311 раз уреаза из *Cladonia verticillaris* (Vicente, Xavier Filho, 1979) при инкубации с фумарпротоцетраровой кислотой на 50 % теряла активность в первые 5 мин, а за 1 ч полностью инактивировалась.

Было показано, что действие фумарпротоцетраровой кислоты сводится к деполимеризации молекулы уреазы. Напротив, усниновая кислота способствует образованию высокомолекулярных агрегатов фермента с молекулярным весом 880 000 и 820 000, причем мономеры уреазы с молекулярным весом 480 000 объединяются между собой через L-аланил-L-уснат-L-пролиновые мостики (Garcia e. a., 1980).

Лишайниковые полифенолы оказали влияние и на ферменты метаболизма аргинина, выделенные из *E. prunastri* (Legaz, Vicente, 1983). Механизм действия хлоратранорина и эверновой кислоты на эти ферменты включает блокирование сульфгидрильных групп, как и при воздействии на уреазу. Доказательством этого служит тот факт, что протектор белковых SH-групп дитиотреитол снижает инактивирующее действие лишайниковых веществ как на уреазу (Cifuentes e. a., 1981), так и на ферменты метаболизма аргинина (Legaz, Vicente, 1983). Вместе с тем было показано, что окисление сульфгидрильных групп уреазы происходит главным образом in vitro (Legaz, Brown, 1983), в живых же лишайниках инактивация уреазы лишайниковыми полифенолами скорее всего не имеет места, поскольку последние пространственно отделены от фермента.

Из энзимов, катализирующих процессы распада белка, изучали протеазу (казеиназу) у 6 видов лишайников (Шапиро, 1979). Ферментативная активность была обнаружена как в сухом, так и во влажном слоевищах *Peltigera aphthosa* и *Cladina stellaris*. С повышением температуры предынкубации во влажных слоевищах фермент активировался; в темноте активность протеазы была несколько выше, чем при чередовании света и темноты.

Увеличение протеолитической активности у *Cladina stellaris*, *C. rangiferina* и *Cetraria islandica* наблюдали в процессе компостирования этих лишайников в подстилке соснового леса (Щербакова, 1982).

Таким образом, анализ литературных данных убеждает в том, что лишайники обладают широким набором ферментов, катализирующих процессы усвоения атмосферного и минерального азота, синтеза и распада аминокислот и белков. Поскольку в засушливые и холодные периоды лишайники находятся в анабиотическом состоянии, неудивительно, что бóльшая часть ферментных белков синтезируется у них de novo, только в результате проникновения в слоевище соответствующих растворов. Так, нитратредуктаза индуцируется при инкубации на нитрате, уреаза — на мочевине, аргиназа и другие ферменты этой группы — на аргинине. Тем не менее в ряде случаев была обнаружена конститутивная, неиндуцируемая активность этих ферментов.

Локализация энзиматической активности в слоевище зависит от природы каждого фермента. Если нитрогеназа сосредоточена исключительно в гетероцистах синезеленого фикобионта, то все остальные ферменты могут находиться как в грибных, так и в водорослевых клетках. У лишайников с синезелеными водорослями глютаматдегидрогеназа и глютаминсинтетаза территориально отграничены от нитрогеназы, что обеспечивает своевременный отток аммония от цианофита к грибу и не тормозит процесса азотфиксации. Дополнительными регуляторами активности ферментов служат, по-видимому, полифенольные лишайниковые соединения.

ЛИТЕРАТУРА

Кретович В. Л., Евстигнеева З. Г., Карякина Т. И. и др. Молекулярные механизмы усвоения азота растениями. М.: Наука, 1983. 264 с. — *Львов Н. П., Бурихaнов Ш. С., Кретович В. Л.* Взаимоотношение нитрогеназы и нитратредуктазы в клетках азотфиксаторов (обзор). — Прикл. биохим. и микробиол., 1980, т. 16, вып. 6, с. 805—818. — *Моисеева Е. Н.* Биохимические свойства лишайников и их практическое значение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 82 с. — *Шапиро И. А.* Изучение активности уреазы в лишайниках. — Физиол. раст., 1977, т. 24, вып. 6, с. 1135—1139. — *Шапиро И. А.* Влияние экологических факторов на ферменты азотного обмена у лишайников. — Экология, 1979, № 6, с. 82—85. — *Шапиро И. А.* Активность нитратредуктазы и глютаминсинтетазы у лишайников. — Физиол. раст., 1983,

т. 30, вып. 4, с. 699—702. — *Щербакова Т. А.* О роли лишайников в лесных биогеоценозах. — В кн.: Природа болотно-лесных систем Карелии и пути их освоения. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1982, с. 52—73. — *Ahmadjian V.* Lichens. — In: Symbiosis: its physical and biochemical significance / Ed. by S. M. Henry. N. Y.: Acad. Press, 1966, vol. 1, p. 35—97. — *Bernard Th., Goas G.* Glutamate déshydrogénases du lichen *Lobaria laetevirens* (Lightf.) Zahlbr. caractéristiques de l'enzyme du champignon. — Physiol. Vég., 1979, vol. 17, N 3, p. 535—546. — *Bond G., Scott G. D.* An examination of some symbiotic systems for fixation of nitrogen. — An. Bot., 1955, vol. 19, N 73, p. 69—77. — *Brown D. H., Vicente C., Legaz E.* Urease activity in *Peltigera canina* (L.) Willd. — Cryptogamie, Bryol. Lichénol., 1982, vol. 3, № 1, p. 33—38. — *Cifuentes B., Estevez M. P., Vicente C.* In vivo protection of urease of *Evernia prunastri* by dithiothreitol. — Physiol. Plant., 1981, vol. 53, f. 3, p. 245—248. — *Crittenden P. D., Kershaw K. A.* Discovering the role of lichens in the nitrogen cycle in boreal-arctic ecosystems. — Bryologist, 1978, vol. 81, N 2, p. 258—267. — *Crittenden P. D., Kershaw K. A.* Studies on lichen-dominated systems. XXII. The environmental control of nitrogenase activity in *Stereocaulon paschale* in spruce-lichen woodland. — Can. J. Bot., 1979, vol. 57, N 3, p. 236—254. — *Englund B.* The physiology of the lichen *Peltigera aphthosa*, with special reference to the blue-green phycobiont (*Nostoc* sp.). — Physiol. Plant., 1977, vol. 41, N 4, p. 298—304. — *Englund B.* Effects of environmental factors on acetylene reduction by intact thallus and excised cephalodia of *Peltigera aphthosa* Willd. — Ecol. Bul., 1978, N 26, p. 234—246. — *Feige G. B.* Physiologische Charakteristika der Heterocystendifferenzierung in verschiedenen Blaualgenflechten. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1978, Bd 91, Hf 2/3, S. 595—602. — *Galinou M. A.* Sur la mise en evidence de quelques biocatalyseurs chez les lichens. — 8-éme Congr. Int. de Botanique. Paris, C. R. des séances et rapports et communications déposés lors du Congrés dans la section 18, 1954, p. 2—8. — *Garcia J., Cifwentes B., Vicente C.* L-usnate-urease interactions: binding sites for the ligand. — Z. Naturforsch., 1980, vol. 35c, N 11/12 p. 1098—1100. — *Green T. G. A., Horstmann J., Bonnett H. e. a.* Nitrogen fixation by members of the *Stictaceae* (lichenes) of New Zealand. — New Phytol., 1980, vol. 84, N 2, p. 339—348. — *Hällbom L., Bergman B.* Influence of certain herbicides and a forest fertilizer on the nitrogen fixation by the lichen *Peltigera praetextata.* — Oecologia, 1979, vol. 40, N 1, p. 19—27. — *Hällbom L., Bergman B.* Effects of inorganic nitrogen on C_2H_2 reduction and CO_2 exchange in the *Peltigera praetextata—Nostoc* and *Peltigera aphthosa—Coccomyxa—Nostoc* symbioses. — Planta, 1983, vol. 157, N 5, p. 441—445. — *Hällgren J.-E., Huss K.* Effects of SO_2 on photosynthesis and nitrogen fixation. — Physiol. Plant., 1975, vol. 34, N 2, p. 171—176. — *Henriksson E., Pearson L. C.* Nitrogen fixation rate and chlorophyll content of the lichen *Peltigera canina* exposed to sulfur dioxide. — Amer. J. Bot., 1981, vol. 68, N 5, p. 680—684. — *Hitch C. J. B., Millbank J. W.* Nitrogen metabolism in lichens. VI. The blue-green phycobiont content, heterocyst frequency and nitrogenase activity in *Peltigera* species. — New Phytol., 1975a, vol. 74, N 3, p. 473—476. — *Hitch C. J. B., Millbank J. W.* Nitrogen metabolism in lichens. VII. Nitrogenase activity and heterocyst frequency in lichens with blue-green phycobionts. — New Phytol., 1975b, vol. 75, N 2, p. 239—244. — *Horstmann J. L., Denison W. C., Silvester W. B.* $^{15}N_2$ fixation and molybdenum enhancement of acetylene reduction by *Lobaria* spp. — New Phytol., 1982, vol. 92, N 2, p. 235—242. — *Huss-Danell K.* Nitrogen fixation by *Stereocaulon paschale* under field conditions. — Can. J. Bot., 1977a, vol. 55, N 5, p. 585—592. — *Huss-Danell K.* Nitrogenase activity in the lichen *Stereocaulon paschale*: recovery after dry storage. — Physiol. Plant., 1977b, vol. 41, N 2, p. 158—161. — *Huss-Danell K.* Seasonal variation in the capacity for nitrogenase activity in the lichen *Stereocaulon paschale.* — New Phytol., 1978, vol. 81, N 1, p. 89—98. — *Huss-Danell K.* The influence of light and oxygen on nitrogenase activity in the lichen *Stereocaulon paschale.* — Physiol. Plant., 1979, vol. 47, N 4, p. 269—273. — *Jäger H.-J., Weigel H.-J.* Amino acid metabolism in lichens. — Bryologist, 1978, vol. 81, N 1, p. 107—113. — *Kallio S., Kallio P., Rasku M.-L.* Ecology of nitrogen fixation in *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. in North Finland. — Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1976, vol. 13, p. 16—22. — *Kallio S., Varheenmaa T.* On the effect of air pollution on nitrogen fixation in lichens. — Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1974, N 11, p. 42—46. — *Kelly B. B., Becker V. E.* Effects of light intensity and temperature on nitrogen fixation by *Lobaria pulmonaria, Sticta weigelii, Leptogium cyanescens* and *Collema subfurvum.* — Bryologist, 1975, vol. 78, N 3, p. 350—355. — *Kershaw K. A.* Dependence of the level of nitrogenase activity on the water content of the thallus in *Peltigera canina, P. evansiana, P. polydactyla* and *P. praetextata.* — Can. J. Bot., 1974, vol. 52, N 6, p. 1423—1427. — *Kershaw K. A., Dzikowski P. A.* Physiological-environmental interactions in lichens. VI. Nitrogenase activity in *Peltigera polydactyla* after a period of desiccation. — New Phytol., 1977, vol. 79, N 2, p. 417—421. — *Kershaw K. A., MacFarlane J. D., Tysiaczny M. J.* Physiological-environmental interactions in lichens. V. The interaction of temperature with nitrogenase activity in the dark. — New Phytol., 1977, vol. 79, N 2, p. 409—416. — *Legaz M. E., Brown D. H.* Factors affecting urease activity in the lichen *Evernia prunastri.* — Ann. Bot., 1983, vol. 52, N 2, p. 261—264. — *Legaz M. E., Gonzalez de Buitrago G., Vicente C.* Exogenous supply of L-arginine modifies free amino acids content in *Evernia prunastri* thallus. — Фyton, 1982, vol. 42, N 2, p. 213—218. — *Legaz M. E., Iglesias A., Vicente C.* Regulation of agmatine iminohydrolase of *Evernia prunastri* by L-arginine metabolites. — Zs. Pflanzenphysiol., 1983, vol. 110, N 1, p. 53—59. — *Legaz E., Vicente C.* Arginase regulation in *Evernia prunastri* (L.) Ach. — Cryptogamie, Bryol. Lichénol., 1980, vol. 1, N 4, p. 407—414. — *Legaz E., Vicente C.* Location of several enzymes of L-arginine catabolism in *Evernia prunastri* thallus. — Z. Naturforsch., 1981, vol. 36 c, N 7/8, p. 692—693. — *Legaz M. E., Vicente C.* Two forms of arginase in *Evernia prunastri* thallus. — Biochem. Biophys. Res. Commun., 1982, vol. 104, N 4, p. 1441—1446. — *Legaz M. E., Vicente C.* Endogenous inactivators of arginase, L-arginine decarboxylase and agmatine amidinohydrolase in *Evernia prunastri* thallus. — Plant Physiol., 1983, vol. 71, N 2, p. 300—302. — *MacFarlane J. D., Kershaw K. A.*

Physiological-environmental interactions in lichens. IV. Seasonal changes in the nitrogenase activity of *Peltigera canina* (L.) Willd. var. *praetextata* (Floerke in Somm.) Hue and *P. canina* (L.) Willd. var. *rufescens* (Weis) Mudd. — New Phytol., 1977, vol. 79, N 2, p. 403—408. — *MacFarlane J. D.*, *Kershaw K. A.* Thermal sensitivity in lichens. — Science, 1978, vol. 201, N 4357, p. 739—741. — *MacFarlane J. D.*, *Maikawa E.*, *Kershaw K. A.*, *Oaks A.* Environmental-physiological interactions in lichens. I. The interaction of light/dark periods and nitrogenase activity in *Peltigera polydactyla*. — New Phytol., 1976, vol. 77, N 3, p. 705—711. — *Maikawa E.*, *Kershaw K. A.* The temperature dependence of thallus nitrogenase activity in *Peltigera canina*. — Can. J. Bot., 1975, vol. 53, N 6, p. 527—529. — *Millbank J. W.* The oxygen tension within lichen thalli. — New Phytol., 1977, vol. 79, N 3, p. 649—659. — *Millbank J. W.* The assessment of nitrogen fixation and throughput by lichens. 1. The use of a controlled environment chamber to relate acetylene reduction estimates to nitrogen fixation. — New Phytol., 1981, vol. 89, N 4, p. 647—655. — *Millbank J. W.* Nitrogenase and hydrogenase in cyanophilic lichens. — New Phytol., 1982, vol. 92, N 2, p. 221—228. — *Rai A. N.*, *Rowell P.*, *Stewart W. D. P.* NH_4^+ assimilation and nitrogenase regulation in the lichen *Peltigera aphthosa* Willd. — New Phytol., 1980, vol. 85, N 4, p. 545—555. — *Rai A. N.*, *Rowell P.*, *Stewart W. D. P.* Nitrogenase activity and dark CO_2 fixation in the lichen *Peltigera aphthosa* Willd. — Planta, 1981a, vol. 151, N 3, p. 256—264. — *Rai A. N.*, *Rowell P.*, *Stewart W. D. P.* $^{15}N_2$-incorporation and metabolism in the lichen *Peltigera aphthosa* Willd. — Planta, 1981b, vol. 152, N 6, p. 544—552. — *Rai A. N.*, *Rowell P.*, *Stewart W. D. P.* Mycobiont-cyanobiont interactions during dark nitrogen fixation by the lichen *Peltigera aphthosa*. — Physiol. Plant., 1983, vol. 57, N 2, p. 285—290. — *Schofield E. A.* Jr. A cultural comparison of free-living and lichenized fungi. Master of arts thesis. — Clark University, Worcester, Massachusetts, 1964. 62 p. — *Sheridan R. P.* Impact of emissions from coal-fired electricity generating facilities on N_2-fixing lichens. — Bryologist, 1979, vol. 82, N 1, p. 54—58. — *Smith D. C.* Studies in the physiology of lichens. I. The effects of starvation and of ammonia absorption upon the nitrogen content of *Peltigera polydactyla*. — Ann. Bot., 1960, vol. 24, N 93, p. 52—62. — *Stewart W. D. P.*, *Rowell P.* Modification of nitrogen-fixing algae in lichen symbioses. — Nature, 1977, vol. 265, N 5592, p. 371—372. — *Vicente C.*, *Legaz M. E.* Purification and properties of agmatine amidino hydrolase (EC 3.5.3.11) of *Evernia prunastri*. — Physiol. Plant., 1982, vol. 55, N 3, p. 335—339. — *Vicente C.*, *Legaz M. E.* Regulation of urea production in *Evernia prunastri*: effects of L-arginine metabolites. — Z. Pflanzenphysiol., 1983, vol. 111, N 2, p. 123—131. — *Vicente C.*, *Palasi M.*, *Estevez M. P.* Urease regulation mechanism in *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. — Rev. Bryol. et Lichénol., 1978, vol. 44, N 1, p. 83—89. — *Vicente C.*, *Xavier Filho L.* Urease regulation in *Cladonia verticillaris* (Raddi) Fr. — Футон, 1979, vol. 37, N 2, p. 137—144. — *Xavier Filho L.*, *Vicente C.* Exo- and endourease from *Parmelia roystonea* and their regulation by lichen acids. — Bol. Soc. Broter., Ser. 2, 1978, vol. 52, p. 51—65.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 21 XII 1984.

SUMMARY

The published data on the enzymes of nitrogen metabolism in lichens are presented. Nitrogenase, nitrate reductase, glutamate dehydrogenase, glutamine synthetase, aminotransferases, arginine catabolism enzymes, urease and proteases are considered. The specific features of the enzyme regulation caused by the symbiotic nature of lichens and enzyme activity allocation in the myco- and phycobionts of lichens are discussed.

УДК 582.26 : 56 (571.66)

З. И. Глезер, Л. М. Долматова, Е. Г. Лупикина

МОРСКИЕ ПАЛЕОГЕНОВЫЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ

Z. I. GLEZER, L. M. DOLMATOVA, E. G. LUPIKINA.
MARINE PALAEOGENIC DIATOMS ALGAE FROM EASTERN KAMCHATKA

Дана характеристика впервые найденных у берегов Восточной Камчатки диатомовых флор, условно датированных средним-поздним эоценом и поздним эоценом—ранним олигоценом. Приведены описания новых видов родов *Rhylandsia*, *Coscinodiscus* и *Kisseleviella*.

О палеогеновых морских микроскопических водорослях северной части бассейна Тихого океана имеются немногочисленные сведения. Наиболее полно с монографическим изучением 35 видов диатомей в литературе освещена флора, остатки которой обнаружены в верхней подсвите свиты мыса Телеграфического среднего-верхнего эоцена на левом берегу р. Анадырь (Шешукова-Порецкая, 1967, 1974). Позднее флору из этого же местонахождения исследовала Т. Л. Невретдинова (1982). Близкую по составу флору диатомей она обнаружила на побережье Пенжинской губы при изучении разреза оммайской свиты верхнего эоцена. В. С. Шешукова-Порецкая определила возраст флоры поздним эоценом—олигоценом, Л. Невретдинова датировала эту же флору поздним эоценом. Несколько новых видов описала Л. М. Долматова (1975) из бассейна р. Оклан на побережье Пенжинской губы, где створки диатомей приурочены к глинистым алевролитам окланской серии.

На Командорских островах Долматова (1974) в пелитовых и псаммитовых туфах верхней части свиты мыса Толстого верхнего олигоцена обнаружила остатки разнообразных видов диатомей, из которых в работе 1974 г. перечислила характерные и доминантные формы. Тот же комплекс диатомей приводится для обоснования возраста никольской свиты Командорских островов (Шмидт и др., 1973).

В разрезе кайнозойских отложений на о. Карагинском Т. В. Орешкина (Гладенков и др., 1979; Орешкина, 1982) выделила 2 комплекса диатомей. Один приурочен ко второму слою мыса Тонс верхнего эоцена, второй — к средней части ильхатунваямской свиты олигоцена. В работах Б. И. Васильева с соавторами (1979) и Б. И. Васильева и А. А. Суворова (1979) упоминается ряд палеогеновых видов, найденных вместе с неогеновыми диатомеями в составе комплексов водорослей, выделенных из неогеновой диатомитовой толщи внешней зоны Малой Курильской гряды и из олигоценовых—миоценовых отложений подводной долины Буссоль Курильской островной дуги.

Материалом для настоящей статьи послужили результаты микроскопического анализа донных отложений подводных каньонов бухты Ольги и залива Кроноцкого, отобранных драгой НИС «Вулканолог». Хорошая сохранность створок диатомей и скелетов силикофлагеллат позволила установить систематический состав двух разновозрастных флор водорослей, существовавших в палеогене у восточных берегов Камчатки.

В статье использована классификация диатомей, предложенная одним из авторов (Глезер, 1981).

В общей сложности определено более 120 видов диатомей (точное число видов указать трудно, поскольку не удалось установить видовую принадлежность спор рода *Chaetoceros* и определить полный видовой состав родов *Stephanopyxis*, *Coscinodiscus* и *Hemiaulus*), 9 видов силикофлагеллат. Среди диатомей обнаружены новые для науки виды. Список палеогеновых диатомей, силикофлагеллат приведен в таблице в тексте, микрофотографии характерных видов помещены на табл. I и II на вклейках.

Подавляющее число видов диатомей, как это и характерно для морских палеогеновых флор, принадлежит к классу *Centrophyceae* и только 12 видов — к классу *Pennatophyceae*. Обращают на себя внимание относительно небольшое разнообразие и невысокая численность видов древних родов сем. *Biddulphiaceae* пор. *Biddulphiales*, известных еще с мелового времени, — *Hemiaulus*, *Trinacria*, *Sheshukovia*, виды которых обычно занимают ведущее место в палеоценовых—эоценовых диатомовых ассоциациях. Отмечены редкие экземпляры видов более молодого рода *Chaetoceros* сем. *Chaetoceraceae*, известного с конца эоцена.

Значительно большим разнообразием отличается пор. *Coscinodiscales*. Обнаружены представители двух древних семейств, известных с мелового времени — *Coscinodiscaceae* и *Heliopeltaceae* и двух более молодых семейств, — *Asterolampraceae*, появившегося в середине эоценовой эпохи, и *Hemidiscaceae*, время возникновения которого, по-видимому, конец эоцена—начало олигоцена. Наибольшим видовым разнообразием отличается древний род *Coscinodiscus*, включающий 16 видов, численность которых колеблется от единично до часто. Найден один вид рода *Pseudotriceratium*. Из сем. *Heliopeltaceae* обнаружены единичные экземпляры немногочисленных видов древних родов *Aulacodiscus* и *Actinoptychus*.

Большой интерес представляет находка видов, относящихся к трем родам более молодого сем. *Asterolampraceae*. Род *Asteromphalus*, виды которого характерны преимущественно для олигоцена, включает 1 вид, к роду *Asterolampra*, известному со среднего эоцена, относятся 3 вида, в пределах рода *Rylandsia* обнаружены 2 вида, один из них описан из ряда местонахождений средне-позднеэоценовой-олигоценовой флоры в бассейне Атлантического океана, другой — новый, эволюционно более продвинутый. Найденный нами новый вид этого рода позволил установить, что эволюционные преобразования рода *Rylandsia*, выразившиеся в смыкании камер в центре створки, отражают общее направление эволюционного процесса, установленного A. Gombos (1980) для сем. *Asterolampraceae* в целом.

Из пор *Melosirales* обнаружены отдельные представители семейств *Melosiraceae* (*Stephanopyxis*, *Melosira*), *Pseudopodosiraceae* (*Pseudopodosira*, *Paralia*), *Pyxillaceae* (*Pyxilla*), *Cymatosiraceae* (*Cymatosira*, *Praecymatosira*, *Kisseleviella*); большинство из них древние.

Найденный новый вид рода *Kisseleviella* позволяет предположить более раннее появление этого рода в процессе эволюции, чем считалось до сих пор. Самый древний его представитель обнаружен M. Hajós (1976) в составе ранне-олигоценовой флоры Тасманова моря, другие находки относятся к более позднему времени; поздний олигоцен — о. Карагинский (Орешкина, 1982), Норвежское море (Dzinoridze e. a., 1976) и Япония (Akiba, 1980); миоцен — Сахалин (Шешукова-Порецкая, 1967) и Япония (Akiba, 1980). На систематику видов рода *Pyxilla* в настоящее время существуют разные точки зрения, несомненно требуется монографическое изучение видов этого рода. В работе же принято определение *P. reticulata*, предложенное J. Fenner (1984b) для форм с расширенным базальным концом, распространенных в эоцене—олигоцене.

Из пор. *Rhizosoleniales* найдены единичные виды двух родов — *Rhizosolenia* и *Riedelia*, виды второго рода характерны для среднего-позднего эоцена—олигоцена. Относящаяся к пор. *Centrophyceae* группа покоящихся спор включает отдельные виды обычных для палеогена родов — *Liradiscus*, *Pseudopyxilla*, *Pterotheca*, *Xanthiopyxis*.

Классу *Pennatophyceae* принадлежат единичные виды древних более примитивных бесшовных диатомей родов *Clavicula*, *Rhaphoneis*, *Sceptroneis*, *Entopyla* и более высокоорганизованных родов двушовных диатомей с щелевидным швом — *Navicula* и *Pinnularia*.

Систематический состав палеогеновых флор водорослей Восточной Камчатки

Виды диатомей и силикофлагеллат	Каньон					
	Ольги				Кроноцкий	
	№ образца					
	36/1—2	36/1—4	38/I	Г/36	Г/39	39/1—8
Отдел *Bacillariophyta*						
Stephanopyxis barbadensis Grev.	—	—	—	2	—	—
S. beringiensis Dolm. in litt.	1	—	—	1	—	—
S. corona (Ehr.) Grun.	1	—	—	2	—	—
S. defectus Streln.	—	1	—	—	1	1
S. ferox f. *minuta* Grun.	—	—	—	2	—	—
S. grunowii Gr. et St.	—	—	—	2	4	—
S. marginata Grun.	1	—	—	1	4	4
S. megapora Grun.	—	—	—	2	1	—
S. protea Dolm. in litt.	—	—	—	1	—	—
S. spinosa Jousé (?)	—	—	—	1	—	—
S. superba (Grev.) Grun.	—	—	—	—	1	—
S. turris (Grev. et Arn.) Ralfs var. *turris*	2	3	2	3	1	5
S. turris var. *arctica* Grun.	—	—	—	1	1	—
S. turris var. *cylindrus* Grun.	—	—	—	1	1	—
Stephanopyxis sp. sp.	3	4	4	2	3	1
Trochosira coronata Schrader et Fenner	3	—	—	—	—	—
T. trochlea Hanna	1	—	4	—	—	—
Melosira architecturalis Brun	1	—	—	4	1	—
Paralia clavigera (Grun.) Gles.	—	—	—	1	—	—
Paralia fausta (A. S.) Gles.	1	—	—	1	—	1
P. polaris Grun.	—	—	—	1	—	—
P. sulcata (Ehr.) Heib. var. *sulcata*	2	—	—	1	1	—
P. sulcata var. *crenulata* Grun.	1	3	5	2	2	—
P. sulcata var. *biseriata* Grun.	—	—	—	1	1	—
Pseudopodosira hyalina (Jousé) Veksh.	—	—	—	1	1	1
P. wittii (Schulz) Veksh.	—	—	—	1	—	—
Pseudopodosira sp.	—	—	—	—	1	—
Pyxilla reticulata Gr. et St.	1	—	—	4	2	—
P. gracilis Temp. et Forti	1	—	—	1	2	—
Arachnoidiscus ehrenbergii Bail.	1	1	1	1	—	1
Rocella vigilans Fenner	1	—	—	—	—	—
Anaulus fossus (Gr. et St.) Grun.	1	—	—	1	—	1
Euodia sp.	—	—	—	1	—	—
Biddulphia fimbriata Grev.	3	—	—	1	1	—
B. tridens Ehr.	1	1	1	1	1	1
Odontella aurita Ag.	—	—	—	1	—	—
O. pulverea Olsht.	—	—	—	1	—	—
Hemiaulus curvatulus Streln.	1	—	—	1	1	—
H. incisus Hajos	3	—	—	1	—	—
H. danicus Grun. (?)	—	—	—	1	—	—
H. cf. *elegans* (Heib.) Grun.	1	—	—	1	—	—
H. muticus Streln.	—	—	—	1	—	—
H. polycystinorum Ehr.	2	1	2	1	—	—
H. polymorphus Grun.	—	—	—	1	2	—
Hemiaulus sp. sp.	2	3	3	1	—	—
Monobrachia sp.	—	—	—	1	—	—
Sheshukovia condecora (Brightw.) Gles.	—	—	—	1	—	—
Sh. exornata (Grev.) Gles.	—	—	—	1	—	—
Sh. oamaruensis (Gr. et St.) Gles.	—	—	—	1	—	—
Lisitzinia inconspicua (Grev.) Gles. var. *inconspicua*	1	1	—	1	—	1
L. inconspicua var. *trilobata* (Fenner) Gles.	—	3	2	3	1	4
L. kanayai (Fenner) Gles.	1	4	2	2	3	4
Trinacria excavata Heib.	1	1	—	2	—	—
T. exculpta (Heib.) Hust.	—	—	—	1	—	—
Chaetoceros sp. sp. (споры)	—	—	—	2	2	—
Rattrayella kamtschatica Gles., Dolm. et Lupik.	—	—	—	2	—	—
Coscinodiscus argus Ehr.	—	—	—	1	1	—
C. asteromphalus Ehr.	1	—	—	1	—	—
C. decrescenoides Jousé (?)	—	—	—	1	2	—
C. decrescens Grun.	1	4	2	2	4	1

Виды диатомей и силикофлагеллат	Каньон					
	Ольги				Кроноцкий	
	№ образца					
	36/1—2	36/1—4	38/I	Г/36	Г/39	39/1—8
Coscinodiscus denarius A. S.	1	1	—	1	2	—
C. gombosii Gles., Dolm. et Lupik.	—	—	—	2	1	—
C. mirabilis Jousé	—	—	—	2	2	—
C. monicae Grun.	1	1	—	1	—	—
C. obscurus A. S.	—	—	—	—	1	—
C. oculus-iridis Ehr.	—	—	—	1	1	—
C. sectorialis Gles., Dolm. et Lupik.	1	—	—	3	1	—
C. spiroides Gles., Dolm. et Lupik.	—	3	—	2	1	1
C. subtilis Ehr.	1	—	—	3	1	—
C. tenerrimus Jousé	—	—	—	1	2	—
C. tuberculatus Grev.	4	2	2	4	1	2
Coscinodiscus sp. sp.	1	—	—	2	2	1
Pseudotriceratium coscinoides (Gr. et St.) Gles.	1	—	—	3	1	—
Endictya robusta (Grev.) Hanna	—	—	—	1	1	—
E. oceanica Ehr.	1	—	—	—	1	—
Actinocyclus ehrenbergii Ralfs	—	—	—	1	—	—
Actinoptychus areolatus A. S.	1	—	—	1	—	—
A. intermedius A. S.	—	—	—	1	—	—
A. oamaruensis Grun.	—	—	—	1	—	—
A. cf. *summissum* A. S.	—	—	—	1	—	—
A. undulatus (Bail.) Ralfs var. *undulatus*	2	1	1	2	1	—
A. undulatus var. *minor* A. Cl.	—	—	—	2	—	—
A. undulatus var. *tamanicus* Jousé	1	—	1	1	—	—
Aulacodiscus heterostrictus Barker et Meakin	—	—	—	1	—	—
A. aff. *moelleri* Grun.	—	—	—	1	—	—
Discodiscus tetraporus (Brun) Gombos	—	—	—	1	—	—
Rylandsia biradiata Grev.	—	—	—	1	—	—
R. conniventa Gles., Dolm. et Lupik.	3	—	—	1	—	1
Asterolampra punctifera (Gr.) Hanna	1	1	—	1	—	—
A. vulgaris Grev.	—	—	—	1	1	—
Asterolampra sp.	—	—	—	—	1	—
Asteromphalus sp.	—	—	—	1	—	—
Rhizosolenia interposita Hajós	3	2	3	2	3	4
Riedelia borealis Sheshuk.	1	4	1	1	4	5
Riedelia sp. sensu Schrader	1	3	—	2	2	4
Dicladia sp.	—	—	—	1	—	—
Gyrodoscus sp. sp.	—	—	—	1	—	—
Liradascus ellipticus Grev.	—	—	—	1	—	—
L. ovalis Grev.	4	—	—	1	—	1
Liradiscus sp.	—	—	—	1	—	—
Pseudopyxilla rossica Pant.	1	—	—	1	—	—
Pseudopyxilla sp.	—	—	—	1	1	—
Pterotheca aculeifera Grun.	—	1	1	2	1	1
Xanthiopyxis ovalis Forti	—	—	—	1	—	—
X. specticulatis Hanna	1	1	1	1	1	1
Cymatosira compacta Schrader et Fenner	—	—	—	1	—	—
Praecymatospira monomembranacea (Schrader) Streln.	—	—	—	1	—	—
Kisseleviella cuspidata Gles., Dolm. et Lupik.	3	—	—	1	—	—
Clavicula biharensis Pant.	—	—	—	1	—	—
C. polymorpha Grun. et Pant.	1	—	—	1	—	1
Grunowiella cf. *gemmata* (Grun.) V. H.	3	—	—	1	—	—
Rhaphoneis sp.	—	—	—	1	—	—
Sceptroneis pupa Schrader et Fenner	1	—	—	1	—	—
S. talwanii (?) Schrader et Fenner	—	—	—	1	—	—
S. tenue Schrader et Fenner	2	—	—	—	—	—
S. aff. *grunowii* Aniss.	—	—	—	1	—	—
Entopyla frickei Hanna	—	—	—	1	—	—
Navicula sp.	—	—	—	1	—	—
Pinnularia aff. *antiqua* Tscherem.	3	—	—	1	—	1
P. excellens Cl. (?)	1	—	—	1	—	—
Genus et sp. sp. indet.	—	—	—	1	1	—

Виды диатомей и силикофлагеллат	Каньон					
	Ольги				Кроноцкий	
	№ образца					
	36/1—2	36/1—4	38/1	Г/36	Г/39	39/1—8
Отдел *Chrysophyta*						
Corbisema triacantha (Ehr.) Hanna	3	—	—	1	—	—
C. spinosa Defl.	—	—	—	1	—	—
Dictyocha fibula Ehr.	—	—	—	1	—	1
D. rotundata Jousé	—	—	—	1	—	—
Distephanus crux (Ehr.) Häck.	—	—	—	1	—	—
D. speculus var. *pentagonus* Lemm.	1	—	—	1	—	—
Naviculopsis biapiculata (Lemm.) Freng. s. l.	1	1	—	1	—	—
Mesocena apiculata Schulz	—	—	—	1	—	2

Примечание. 1 — единично, 2 — редко, 3 — нередко, 4 — часто, 5 — очень часто.

По особенностям видового состава, геологического распространения видов и их встречаемости выделяются две разновозрастные флоры микроскопических водорослей. Остатки более древней флоры обнаружены в каньонах Ольги (образцы 38/1, 36/1-4, Г/36) и Кроноцком (образцы Г/39, 39/1-8), а более молодой — только в каньоне Ольги (образец 36/1-2). Эти флоры существенно отличаются друг от друга.

В более древней флоре в значительном количестве присутствует типичный для среднего эоцена низких и средних широт (Fenner, 1984a, b) *Lisitzinia kanayae*; по данным J. A. Barron с соавторами (1984), время существования этого вида в Калифорнии (формация Kellog) приходится на лютетский век и часть бартонского века. К характерным видам среднего эоцена относятся, вероятно, *Coscinodiscus gombosii* и *Riedelia borealis*. Другие виды, хотя и встречаются в среднем эоцене, но отличаются более длительным временем существования: *Trochosira trochlea*, *Coscinodiscus decrescens*, *Pseudopodosira hyalina*, *Pseudotriteratium coscinoides* известны также в позднем эоцене, а *Lisitzinia inconspicua* var. *trilobata*, *Melosira architecturalis*, *Coscinodiscus tuberculatus*, *Rhizosolenia interposita*, *Hemiaulus polycystinorum*, *Pyxilla reticulata* встречаются до олигоцена включительно. Из позднего эоцена известен *Coscinodiscus denarius*. Своеобразный облик придают флоре новые виды: *Coscinodiscus sectorialis*, близкий к средне-позднеэоценовому *C. senarius* A. S., *C. spiroides*, по-видимому, генетически связан с *C. hajosae* Fenner, известным от среднего эоцена до олигоцена, *C. gombosii* имеет общие черты с *C. tuberculatus* и *C. oligocenicus*. В составе флоры в виде единичных экземпляров спорадически присутствуют виды молодых родов *Actinocyclus*, *Asteromphalus*, *Kisseleviella*. Для уверенной датировки рассматриваемой флоры в настоящее время нет достаточных данных: с палеогеновыми, хорошо датированными флорами низких и высоких широт южного полушария (Fenner, 1984a, b) сходство небольшое, а палеогеновые диатомовые флоры северной части Тихого океана изучены слабо. Комплекс диатомей из свиты мыса Тонс на о. Карагинском может быть отнесен к позднему эоцену по положению в разрезе палеогеновых отложений, однако Орешкина (1982) считает его раннеолигоценовым, поскольку она обнаружила общие виды с раннеолигоценовой флорой Норвежского моря. Сходство относительно глубоководной восточно-камчатской флоры с мелководной флорой о. Карагинского слабое, выражающееся в наличии нескольких общих видов. Наиболее же существенное различие обеих флор, имеющее значение при определении возраста, — это наличие в восточно-камчатской флоре *Lisitzinia kanayai*, который, по J. Fenner (1984a, b), не выходит за пределы среднего эоцена и типичен для диатомовых флор этой эпохи низких и средних широт. Интересно, что среди общих видов с диатомовой флорой Калифорнии, описанной G. D. Hanna (1927) из местонахождения Phoenix Canyon, Domengine Ranch, Newman и датированной первоначально ранним

миоценом, имеется и *L. kanayai* var. *trilobata* (*Trinacria incipiens* Witt, по определению Hanna). Позднее Т. Kanaya (1957) установил принадлежность соответствующих слоев с остатками диатомей к ярусу Рефьюджин, который в настоящее время исследователи коррелируют с верхней частью зоны Discoaster barbadiensis, а также верхней частью зоны P16—нижней частью зоны P17, соответствуя, таким образом, концу приабонского века позднего эоцена (Poore, 1980). Среди общих видов, кроме широко распространенного *Coscinodiscus tuberculatus*, имеются и специфические для обеих флор виды — *Asterolampra punctifera*, *Entopyla frickei*, *Xanthiopyxis specticularis*. В последних работах, в которых уточняются возраст и стратиграфическое положение слоев с остатками диатомей в Калифорнии (Barron e. a., 1984; Fenner, 1984a, b), возраст флоры водорослей из Phoenix Canyon не пересматривается. Если ее позднеэоценовый возраст подтвердится, то соответственно будет расширен и возрастной диапазон *Lisitzinia kanayai*. Пока же анализ возрастного состава видов, слагающих восточно-камчатскую флору, позволяет предположительно датировать ее в широких пределах — от конца бартонского века среднего эоцена до приабонского века позднего эоцена.

В более молодой флоре диатомей из каньона Ольги резко сокращается или полностью исчезает большинство видов, преобладающих в составе более древней флоры, в том числе и видов рода *Lisitzinia*, исключение представляют *Coscinodiscus tuberculatus* и *Rhizosolenia interposita*. В значительном числе экземпляров представлены виды рода *Kisseleviella*. *Rhylandsia conniventa* и *Pinnularia* aff. *antiqua*, отмечавшиеся в более древней флоре спорадически, в виде единичных экземпляров, неизвестны пока за пределами восточной Камчатки. Кроме того, обнаружены и более широко распространенные виды: *Hemiaulus incisus*, известный в позднем эоцене—раннем олигоцене Южной Атлантики и раннем олигоцене Тасманова моря, *Trochosira coronata*, описанная из позднего, по H. J. Schrader, J. Fenner (1976), эоцена Норвежского моря. Интересны находки единичных экземпляров видов, типичных для позднего олигоцена: *Rocella vigilans*, *Sceptroneis pupa* Schrader, *S. tenue* Schrader. По-видимому, эту флору можно условно датировать концом позднего эоцена—ранним олигоценом. От известных флор указанного возраста она существенно отличается присутствием специфических для нее видов.

Ниже приведены описания новых видов и новые комбинации.

Coscinodiscus gombosii Gleser, Dolmatova, Lupikina sp. nov.

Coscinodiscus oligocenicus Jousé sensu Gombos, 1983, p. 569, tab. 2, fig. 1—4.

Створки плоские, 20—50 мкм в диам., с опадающим, слегка отогнутым краем. Ареолы полигональные, 8—10 в 10 мкм, расположены в радиальных рядах, сгруппированных в пучки, не всегда отчетливые, в которых ряды ареол параллельны крайнему ряду. Центральное поле гиалиновое, неправильной формы, с одной или несколькими изолированными ареолами. Близ края створки узкая неправильной формы гиалиновая кольцевая зона с отдельными ареолами, по ее наружному краю ряд более мелких ареол, 10—12 в 10 мкм. В краевой зоне мелкие ареолы, 16—18 в 10 мкм, расположенные в шахматном порядке в 2—3 ряда. Здесь же находится кольцо бугорков —1.5—2 в 10 мкм, по-видимому, представляющих собой двугубые выросты (табл. II, *3*).

Т и п. Восточная Камчатка, каньон Ольга, донные осадки, «редко-нередко», средний-поздний эоцен (?), 1982, Чочиа. Хранится в лаборатории палинологии ВСЕГЕИ (Ленинград) и в палеофитологической лаборатории КПГО (Петропавловск-Камчатский).

По наличию гиалиновой кольцевой зоны и кольцу краевых бугорков новый вид сходен со средне-позднемиоценовым *C. endoi* Kanaya и современным *C. tabularis* Grun. (по мнению J. Fenner, 1977, *C. endoi* является синонимом *C. tabularis*), но от того и другого отличается наличием мелких ареол в краевой зоне. От второго вида отличается также радиальным расположением рядов ареол в пучках. От *C. oligocenicus* Jousé отличается более нежной структурой (8—10 ареол вместо 4—5 в 10 мкм) и строением краевой зоны.

Средний-поздний эоцен (?), Восточная Камчатка; средний эоцен, Южная Атлантика.

Вид назван в честь диатомолога А. М. Gombos, впервые обнаружившего этот вид.

Coscinodiscus sectorialis Gleser, Dolmatova, Lupikina sp. nov.

Створки плоские, 19—55 мкм в диам., с резко опадающей узкой краевой зоной. Ареолы, 10—12 в 10 мкм, в рядах, сгруппированных в пучки, в которых ряды ареол параллельны среднему ряду. Пучки в виде отчетливых секторов (число их 4—8), отграничиваются радиальными рядами ареол, заканчивающимися у края створки узким гиалиновым полем с шипиком, не всегда заметным. Центральное поле маленькое, обычно с одной изолированной ареолой. Край с узкой зоной мелких, 14—16 в 10 мкм, косопересекающихся рядов из 2—3 ареол (табл. II, 5*а*, 5*б*).

Тип. Восточная Камчатка, каньон Ольги, донные осадки, «нередко», средний-поздний эоцен (?), 1982, Чочиа. Хранится в палинологической лаборатории ВСЕГЕИ (Ленинград) и палеофитологической лаборатории КПГО (Петропавловск-Камчатский).

По характеру пучков в виде секторов сходен с *C. senarius* Schmidt из поздне-эоценовых-раннеолигоценовых отложений о. Барбадос. Отличается более нежной структурой (10—12 ареол вместо 4—7 в 10 мкм) и расположением ареол в косопересекающихся рядах в краевой зоне.

Средний-поздний эоцен (?), Восточная Камчатка.

Coscinodiscus spiroides Gleser, Dolmatova, Lupikina sp. nov.

Podosira aff. *maxima* (Ktz.) Grun. sensu Dzinoridze a. oth., 1976 : 353, pl. 4, fig. 6—7.

Створки равномерно слабовыпуклые, 36—65 мкм в диам. Структура створки состоит из сплошной сети полигональных ареол, расположенных в радиальных рядах, сгруппированных в неясные спирально изогнутые пучки. Внутри пучка вторичные ряды ареол в тангенциальных косопересекающихся рядах. Плотность ареол в центре 16 в 10 мкм, к краю створки увеличивается до 20 ареол в 10 мкм. Центральное поле маленькое гиалиновое, неправильно округлое, иногда эксцентрично расположенное. Край очень узкий, гиалиновый (табл. II, *4*).

Тип. Восточная Камчатка, каньон Ольги, донные осадки, «нередко», средний-поздний эоцен (?), 1982, Чочиа. Хранится в палинологической лаборатории ВСЕГЕИ (Ленинград) и палеофитологической лаборатории КПГО (Петропавловск-Камчатский).

По спиральному расположению рядов ареол сходен с олигоценовыми *C. tenerrimus* Jousé, *C. spiralis* Hajós, *C.* aff. *tenerrimus* Jousé (Джиноридзе и др., 1979). Отличается от них более нежной структурой, а от первого вида — и отсутствием центральных шипов.

Средний-поздний эоцен (?), Восточная Камчатка; средний-поздний эоцен (?), Норвежское море.

Rylandsia conniventa Gleser, Dolmatova et Lupikina, sp. nov.

Створки круглые, 50—70 мкм в диам., слабо выпуклые или почти плоские. Камеры удлиненные в радиальном направлении, 9—19 мкм дл., 6.5—8 мкм шир., расположены на одной линии или под небольшим углом, смыкаются в центре створки, граница между ними в виде ровной прямой линии. Щель камер около 2 мкм шир., не доходит до центра створки, развиваясь лишь в периферической части камер, гиалиновые лучи, отходящие от камер к краю створки, одинаковой ширины — около 1 мкм. Ареолы полигональные, образуют сомкнутую сеть. Один ряд наиболее крупных ареол 4.5 в 10 мкм окаймляет камеры, на остальной части створки ареолы мельче в радиальных рядах, веерообразно расходящихся от камер, в центре 6 ареол в 10 мкм, к краю постепенно уменьшаются до 11—12 ареол (табл. II, *1*).

Тип. Восточная Камчатка, каньон Ольги, донные осадки, поздний эоцен-ранний олигоцен (?), 1982, № 16/82, Чочиа. Хранится в лаборатории палинологии ВСЕГЕИ.

От двух известных видов рода *Rylandsia* Greville: *R. biradiata* Greville и *R. inaquiiradiata* Barker et Meakin новый вид отличается смыкающимися в центре створки камерами.

Средний-поздний эоцен (?), поздний эоцен-ранний олигоцен (?), Восточная Камчатка.

Kisseleviella cuspidata Gleser, Dolmatova et Lupikina, sp. nov.

Створки линейные, линейно-ланцетные с клиновидно оттянутыми, острыми концами, 25—60 мкм дл., 6—8 мкм шир. На створке одна выпуклость в центре или три выпуклости в центре и по одной около полюсов с отчетливыми бугорками, на остальной поверхности створки более или менее равномерно расположены мелкие круглые ареолы (табл. I, *9а—9г*).

Тип. Восточная Камчатка, каньон Ольги, донные осадки, образец 36/1-2, «нередко», поздний эоцен—ранний олигоцен (?), 1982, Чочиа. Хранится в палинологической лаборатории КПГО (Петропавловск-Камчатский).

От миоценового вида *K. carina* Sheshuk. отличается клиновидно-оттянутыми острыми концами.

Средний-поздний эоцен (?), поздний эоцен—ранний олигоцен (?), Восточная Камчатка.

Lisitzinia inconspicua (Grev.) Gleser, comb. nov.

Triceratium inconspicuum Greville, 1861 : 45 (7), 70 (13), pl. 8, fig. 10; Kanaya, 1957 : 103, pl. 7, fig. 8. — *T. inconspicuum* var. *trilobata* Fenner, 1977 : 534, pl. 30, fig. 23—26. — *T. barbadensis* Grev. sensu: Kanaya, 1957 : 100—101, pl. 7, fig. 1—4; Schrader, Fenner, 1976 : 1002, pl. 26, fig. 1—4; Fenner, 1977 : 534, pl. 30, fig. 12—14; Джиноридзе и др., 1979 : 52, рис. 144—149. — Non *T. barbadensis* Greville, 1861 : 44 (6), pl. 4, fig. 12.

Рассматриваемый вид из-за формы панциря и створок относился к роду *Triceratium* Ehr., который понимался до последнего времени в очень широком объеме. Резкие отличия (строение выростов, отсутствие глазков, структура створок, наличие хорошо развитых псевдосепт и диафрагмы) позволяют исключить его из этого рода, типом которого является современный *Triceratium favus* (Глезер, 1975), и отнести к роду *Lisitzinia* Jousé. Как и у других видов этого рода, у него нет ложного глазка на выпуклостях створки.

Lisitzinia kanayai (Fenner) Gleser, comb. nov.

Triceratium inconspicuum Greville? var. ? Schmidt, 1874, in Schmidt, Atlas, 1874—1959, pl. 77, fig. 29. — *Trinacria insipiens* Witt sensu Hanna, 1927 : 123, pl. 21, fig. 7. — *Triceratium* sp. A, Kanaya, 1957 : 102—103, pl. 7, fig. 5—7. — *Triceratium schulzii* Jousé sensu Fenner, 1977 : 535, pl. 30, fig. 1—11, pl. 37, fig. 3. — *Triceratium schulzii* Jousé var. *quadrilobata* Fenner, 1977 : 535, pl. 30, fig. 15—20. — *Triceratium kanayae kanayae* Fenner, 1984a, p. 334, pl. 1, fig. 5—6.

Панцирь призматический с треугольными и четырехугольными створками. Створки с высоким загибом, без выпуклостей на углах, со слабо вогнутыми сторонами и широко закругленными, иногда тупо срезанными углами. Ложные глазки отсутствуют. Ареолы крупные, беспорядочно расположенные, иногда несколько разреженные в центре. На загибе створки такие же ареолы и неправильная сеть из более или менее горизонтальных и вертикальных ребер. Край загиба зубчатый.

Обоснование отнесения данного вида к роду *Lisitzinia* то же, что и предыдущего.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев Б. И., Корнилова Р. М., Болдырева В. П. Неогеновые отложения внешней зоны Малой Курильской гряды. — В кн.: Новые данные по геологии дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 40—57. — *Васильев Б. И., Суворов А. А.* Геологическое строение района подводной долины Буссоль (Курильская островная дуга). — В кн.: Новые данные по геологии дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 58—68. — *Гладенков Ю. Б., Витухин Д. И., Орешкина Т. В.* Корреляция кайнозоя Восточной Камчатки с океаническими толщами. — В кн.: Стратиграфия и палеобиогеография кайнозоя Тихоокеанского кольца: Тез. докл. на XIV Тихоокеан. научн. конгр. Хабаровск: М., 1979, с. 45—47. — *Глезер З. И.* К ревизии рода *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt, 1930 (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 9, с. 1304—1310. — *Глезер З. И.* К разработке новой классификации диатомовых водорослей. — В кн.: Систематика, эволюция, экология ископаемых водорослей и их значение в практике геологических исследований: Тез. докл. II Всес. палеоальгологич. совещ. Киев: Наук. думка, 1981, с. 108—110. — *Глезер З. И., Жузе А. П.* Диатомовые и силикофлягелляты эоцена экваториальной Атлантики. — В кн.: Микропалеонтология океанов и морей. М.: Наука, 1974, с. 49—63. — *Джиноридзе Р. Н., Жузе А. П., Стрельникова Н. И.* Описание диатомовых водорослей. — В кн.: История мик-

ропланктона Норвежского моря. Л.: Наука, 1979, с. 32—70. — *Долматова Л. М.* Диатомовые водоросли неогена северо-западной части Тихого океана (Командорские острова, о. Карагинский). — В кн.: Микропалеонтология океанов и морей. М.: Наука, 1974, с. 76—82. — *Долматова Л. М.* Новые виды диатомей из палеогеновых отложений Северо-Востока СССР. — Материалы по геол. и полезн. ископ. Сев.-Вост. СССР, Магадан, 1975, вып. 22, с. 260—262. — *Жузе А. П.* Новые виды диатомовых палеогенового возраста. — Бот. материалы Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 1955, т. 10, с. 81—104. — *Жузе А. П.* Олигоцен-миоценовые биостратиграфические зоны диатомей тропической области Тихого океана. — В кн.: Микропалеонтология океанов и морей. М.: Наука, 1974, с. 34—48. — *Жузе А. П.* Диатомеи и силикофлагеллаты олигоцена. — В кн.: История микропланктона Норвежского моря. Л.: Наука, 1979, с. 20—24. — *Невретдинова Т. Л.* Комплексы диатомовой флоры из палеогеновых, неогеновых и плейстоценовых отложений Северо-Востока СССР. — Материалы по геол. и полезн. ископ. Сев.-Вост. СССР, Магадан, 1982, вып. 26, с. 76—100. — *Орешкина Т. В.* Морские диатомеи из палеогеновых отложений острова Карагинского (Восточная Камчатка). — В кн.: Морская микропалеонтология. М.: Наука, 1982, с. 159—166. — *Шешукова-Порецкая В. С.* Неогеновые морские диатомовые водоросли Сахалина и Камчатки. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. 432 с. — *Шешукова-Порецкая В. С.* Позднеэоценовые—олигоценовые диатомеи. — В кн.: Диатомовые водоросли СССР, ископаемые и современные. Т. I. Л.: Наука, 1974, с. 143—145. — *Шмидт О. А.*, *Серова М. Я.*, *Долматова Л. М.* Стратиграфия и палеонтологическая характеристика вулканогенных толщ Командорских островов. — Изв. АН СССР, сер. геол., 1978, № 11, с. 77—86. — *Akiba F. A.* Lower Miocene diatom flora from the Noto Peninsula, Japan, and the resting spore formation of an extinct diatom, *Kisseleviella carina* Sheshukowa-Poretzkaya. — Bul. Texh. Lab., Japex, 1980, vol. 23, N 2, p. 81—94. — *Barron J. A.*, *Bukry D.*, *Poore R. Z.* Correlation on the middle Eocene Kellog shale of northern California. — Micropaleontology, 1984, vol. 3, N 2, p. 138—170. — *Dzinoridze R. N.*, *Jousé A. P.*, *Koroleva-Golikova G. S.* Diatom and radiolarian Cenozoic stratigraphy Norwegian basin; DSDP, Leg 38. — Init. Rep. Deep Sea Drilling Project, vol. 38, Washington, 1976, p. 289—427. — *Fenner J.* Cenozoic diatom biostratigraphy of the equatorial and southern Atlantic ocean. — Init. Rep. Deep Sea Drilling Project, Washington, 1977, vol. 39, p. 491—623. — *Fenner J.* Eocene—Oligocene planktic diatom stratigraphy in the low latitudes and the high southern latitudes. — Micropaleontology, 1984a, vol. 30, N 4, p. 319—342. — *Fenner J.* Middle Eocene to Oligocene planktonic diatom stratigraphy from deep sea drilling sites in the South Atlantic, equatorial Pacific and Indian oceans. Init. Rep. Deep Sea Drilling Project, vol. 75, part. 2, Washington, 1984b, p. 1254—1271. — *Gombos A. M.* The early history of the Diatom family *Asterolampraceae*. — Bacillaria, Braunschweig, 1980, vol. 3, p. 227—272. — *Gombos A. M.* Middle Eocene Diatoms from the south Atlantic. — Init. Rep. Deep Sea Drilling Project, vol. 71. Washington, 1983, p. 565—581. — *Greville R. K.* Descriptions of new and rare diatoms. — Trans. Microscop. Soc. London, n. s., 1861—1866, 9—14 (переиздано: Bibliotheca Phycol., 1968, vol. 6, III—XII, p. 1—229. — *Hajós M.* Upper Eocene and Lower Oligocene *Diatomaceae*, *Archaeomonodaceae* and *Silicoflagellatae* in Southwestern Pacific sediments, DSDP, Leg. 29. — Init. Rep. Deep Sea Drilling Project, Washington, 1976, vol. 29, p. 817—883. — *Hanna G. D.* The lowest known tertiary diatoms in California. — J. Paleontol., 1927, vol. 1, N 2, p. 103—127. — *Kanaya T.* Eocene diatom assemblages from the Kellog and «Sidney» shales Mt. Diablo area, California. — Sci. Repts. Tohoku Univ., Sendai, 1957, ser. 2, vol. 28, p. 27—124. — *Poore R. Z.* Age and correlation of California Paleogene benthic foraminiferal stages. — Geological survey professional paper 1162-C, 1980, p. 1—8. — *Schmidt A.* Atlas der Diatomaceenkunde. Aschersleben — Leipzig, 1874—1959. — *Schrader H. J.*, *Fenner J.* Norwegian sea Cenozoic Diatom biostratigraphy. — Init. Rep. Deep Sea Drilling Project, vol. 38, Washington, 1976, p. 921—1099.

Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт,
Ленинград,
Камчатское территориальное геологическое управление,
Петропавловск-Камчатский,
Институт вулканологии ДВНЦ АН СССР,
Петропавловск-Камчатский.

Получено 25 IV 1984.

SUMMARY

The studied marine flora of microscopic algae from Eastern Kamchatka amounts more than 120 species from 46 genera mostly of centric diatoms and 8 species from 5 genera of silicoflagellates. Characteristic are the high diversity and relatively high frequency of the *Stephanopyxis* and *Coscinodiscus* genera, as well as comparatively small participation of the *Biddulphiaceae* genera. The flora mainly contains the species typical of the Middle Late Eocene, though some species, mostly known from the Oligocene, are included. This allowed to date provisionally the flora in question back to the Middle Late Eocene — Early Oligocene.

УДК (581.8+581.5+577.95) : 582.57

Г. Г. Оганезова

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО АНАТОМИИ, ЭКОЛОГИИ И БИОЛОГИИ РОДА *MERENDERA* (*LILIACEAE*)

G. G. OGANESOVA. SOME DATA ON ANATOMY, ECOLOGY AND BIOLOGY OF THE GENUS *MERENDERA* (*LILIACEAE*)

Для выявления диагностических признаков в анатомической структуре видов рода *Merendera* у них изучены вегетативные органы, тычинки и нектарники. Виды различаются по некоторым признакам структуры листа, покровной чешуи клубнелуковицы, нектарников. Установлено, что покровная чешуя у видов рода *Merendera* формируется из основания второго листа. Изопалисадная с плотными тканями структура листа является приспособлением к ранневесенней или зимней вегетации. Подобная структура листа весьма характерна для растений Средиземноморской области. Вероятно, подобие в структурном типе листа является свидетельством аборигенного происхождения видов рода *Merendera* во флоре Древнего Средиземноморья. В структуре стебля обнаружены отклонения от предлагаемой P. B. Tomlinson (1970) схемы стебля однодольных растений — Rhapis-типа. Перечисленные особенности позволяют понять специфику структуры жизненной формы клубнелуковичного растения из сем. *Liliaceae*.

Предлагаемая работа была предпринята, по предложению А. Л. Тахтаджяна, с целью выявления анатомических признаков, пригодных для диагностики видов систематически сложного рода *Merendera*. Это обусловило изучение структуры всех вегетативных и некоторых генеративных органов у видов рода. Проведенное сравнение структуры листьев и проводящей системы стебля представителей рода *Merendera* с другими однодольными эфемероидами из сходных местообитаний было необходимо для более полного понимания специфики жизненной формы в роде *Merendera* — клубнелуковичных растений с укороченной надземной частью.

Материал и методика

Были исследованы фиксированные и гербарные экземпляры 5 видов рода *Merendera*. В материале были образцы, которые морфологически отклоняются от *M. trigyna* Woronow в нашем понимании. Они условно обозначены как *Merendera* sp. Кроме того, мы изучили западно-средиземноморский вид *M. filifolia* Camb., который морфологически (листья игольчатые) и фенологически (осеннецветущий) резко отличается от кавказских видов (листья линейные, растения весеннецветущие). Для выявления некоторых общих закономерностей в структуре листа были изучены сформированные листья (фиксированные и гербарные образцы) у представителей родов *Colchicum* (2 вида), *Lilium* (1 вид), *Tulipa* (4 вида), *Eremurus* (3 вида). У видов *Merendera* изучали клубнелуковицу с придаточными корнями и кроющей чешуей, побег, тычинки, нектарники. Листья и кроющую чешую изучали на разных стадиях развития. Использовали обычную методику анатомических исследований для фиксированного и гербарного материалов.

Список изученных образцов. *Merendera trigyna* (Adam) Woronow — окр. Еревана, 20 III 1984, Г. Оганезова; circa n. Erevan, p. Dzherwesh. In pratilus, 13 V 1943, S. Tamamshian et A. Fedorov, ERE 3223; Erevan, pr. p. Avan, fl. Gedar, 23 III 1944, S. T. et A. F., ERE 31 082; окр. Тбилиси, Коджори, близ Кер-Оглы, 23 III 1936, Ш. Кутателадзе, TBI; Месхетия, между

с. с. Схвилиси и Вале, на глинистых склонах по правому берегу р. Поцхови, 8 V 1965, Л. Хинтибидзе, М. Давлианидзе, TBI. — *Merendera* sp. — окр. Дилижана, Головино, 30 III 1980, Э. Габриэлян; *Merendera* sp. — Мегринский р-н, Вартанидзор, 12 IV 1980, К. Таманян. — *Merendera* sp. — Иджеванский р-н, окр. с. Гандзасар, в шибляке, 15 I 1984, А. Марутян; там же, 23 III 1984, Э. Габриэлян. — *Merendera raddeana* Regel. — Мегринский р-н, окр. с. Калер, гора Чкнавор, 14 V 1979, Г. Оганезова; район Камо, отрог Гегамского хребта в окр. с. Башкенд, 11 VI 1978, Э. Габриэлян, ERE 112 834; Юго-Осетинский горно-луговой стационар АН СССР, местность Эрмани, около стационара, 2200 м, морена, 14 V 1942, В. Дарбинь, TBI; Distr. Leningori, ante Achalgori. In cacumine mont. «Sameba» ad fontes fauc. flum Allivistzkalii in pascuis subalpinus supra pag. Kocziani, ad nives, 1 V 1954, E. Kikodze, TGM; Herbarium Caucasicum, Lawalan, 20 VI 1880, Radde, TGM; Thuschethi. In divortium fl. Gometzari et Cancachovani, 31 V 1980, G. Arabuli, G. Ligokeli, TGM. — *Merendera ghalghana* Otshiauri — Казбегский р-н, правый берег р. Хдисцкали, на лугах, 30 III 1964, Е. Хуцишвили, Д. Очиаури, TBI; с. Казбеги, урочище «Цоцехи», субальпийский луг, пастбище, 1750 м над ур. м., 11 V 1964, Е. Хуцишвили, TBI. — *M. sobolifera* Fisch. et Mey. — Араратский р-н, окр. Арарата, болото, 20 III 1979, Г. Оганезова; Араратский р-н, на засоленных болотах в окр. Арарата, 25 V 1978, Н. Ханджян, ERE 124 235; Араратский р-н, Арарат, заболоченный участок слева от шоссе, 20 III 1979, Г. Оганезова, ERE 111 252. — *M. filifolia* Camb.-Sevilla: cerca de Morón, 19 X 1979, J. Pastor et B. Valdés, ERE.

Tulipa biflora Pall. — между Мегри и Карчеваном, сухие каменистые склоны, 4 V 1934, А. Тахтаджян, ERE 18 511. — *T. julia* C. Koch. — Азизбековский р-н, окр. с. Гущи, 3 VI 1945, Ш. Асланян, Р. Карапетян, ERE 35 235. — *T. sosnowskyi* Achverdov et Mirzoeva — Мегринский р-н, Бугакяр, 9 VI 1978, Г. Оганезова. — *T. greigii* Regel — собран в Узбекской ССР Э. Габриэлян 23 III 1980 в редколесье, на отрогах Зеравшанского хребта близ Ургута, высажен на опытном участке отдела систематики и географии Института ботаники АН АрмССР (опытный участок ERE). — *Lilium schovitsianum* Fisch. et Avé-Lall. — Амасийский р-н, окр. Арпалич, гора Оксюз, 10 VII 1978, Г. Оганезова. — *Eremurus spectabilis* Bieb. — Мегринский р-н, Бугакяр, 9 VI 1978, Г. Оганезова. — *E. brachystemon* Vved. — собран Э. Габриэлян 25 IV 1980 в Таджикской ССР, в шибляке в окр. перевала Чормахзах Орджоникидзеабадского р-на и высажен на опытный участок ERE. — *Eremurus* sp. — собран Э. Габриэлян 25 III 1980 в Узбекской ССР в можжевеловом редколесье в окр. Бельдерсай Бостанлыкского р-на, высажен на опытный участок ERE. — *Colchicum umbrosum* Stev. — Ноемберянский р-н, окр. с. Кохб, в лесу, 20 V 1982, Г. Оганезова. — *C. szovitsii* Fisch. et Mey. — Мегринский р-н, Бугакяр, 9 VI 1978, Г. Оганезова.

Результаты исследования и обсуждение

Согласно литературным данным (Черняковская, 1935; Гроссгейм, 1940; Введенский, 1963; Valdés, 1980) и нашим наблюдениям, представители рода *Merendera* встречаются на открытых освещенных местах. Виды приурочены к определенным высотам, например *M. trigyna* и *M. sobolifera* встречаются на высотах от 300 до 2000 м над ур. м., *M. raddeana* и *M. ghalghana* — от 2000 до 3000. По фенологии род можно отнести к эфемероидам. Есть осеннецветущие виды, но большинство цветет в феврале—марте (высокогорные — в апреле—мае) и кончает активную вегетацию к июню—июлю (высокогорные — к июлю—августу). Остальную часть года в подземных частях растения продолжаются процессы роста и развития (Ахвердов, 1955).

Специфические особенности морфологии видов рода *Merendera* описал А. А. Ахвердов (1955), который изучал геофиты Армении в связи с особенностями их биологии. В его работе приведены сведения по строению клубнелуковицы, надземного побега представителей рода *Merendera*, описаны процессы морфогенеза у видов *M. trigyna* и *M. raddeana* в течение нескольких лет вегетации, начиная с проростка.

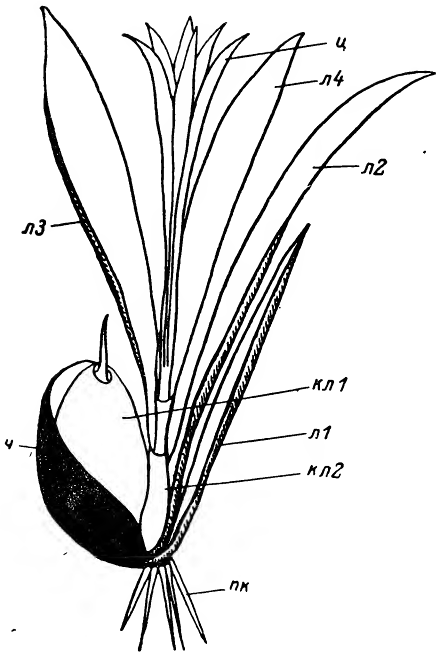


Рис. 1. Схематическое изображение *Merendera trigyna*.

ч — покровная чешуя; *кл1* — клубень вегетации прошедшего года; *кл2*: — клубнелуковица вегетации текущего года; *пк* — придаточный корень; *л1* — первый чешуевидный лист; *л2, л3, л4* — ассимилирующие листья; *ц* — цветок.

Покровная чешуя. По данным Ахвердова и нашим наблюдениям, подземная часть видов *Merendera* покрыта одной жесткой покровной чешуей (рис. 1). Она прикрывает клубень, сохранившийся от предыдущей вегетации, и клубнелуковицу с развитым побегом текущей вегетации. Клубень и клубнелуковица соединены в основании, что обеспечивает передачу запасных веществ, накопленных в прошлую вегетацию, в клубнелуковицу новой вегетации. Этот процесс заканчивается только к концу периода активной вегетации, и тогда прошлогодний клубень полностью засыхает и отмирает. Ахвердов считает, что жесткая покровная чешуя образуется из основания 1-го чешуевидного листа клубнелуковицы (низового, по его терминологии). Однако сравнение анатомической структуры оснований 1-го и 2-го листьев убедило нас в том, что чешуя образуется из основания 2-го листа (он же 1-й ассимилирующий), который так же, как 1-й чешуйчатый лист, отходит от донца и охватывает клубнелуковицу. Остальные листья прикреплены к коротенькому стеблю растения. Общее число слоев в основании чешуевидного листа — 6 в центральной части и уменьшается до 3—4 в направлении к краю листа. Под изодиаметрическими клетками верхней эпидермы с утолщенной наружной стенкой и тонкой кутикулой располагаются 1 (2) слоя паренхимы, остальные слои разрушаются с образованием лизигенных полостей между проводящими пучками. Нижняя эпидерма составлена тангентально вытянутыми клетками (рис. 2, *б*).

Процессы деструкции, происходящие в тканях основания 1-го листа, делают невозможным его метаморфоз в более многослойную структуру покровной чешуи. Основание же 1-го ассимилирующего листа составлено сходной по структуре, но более многослойной тканью без каких-либо следов разрушения в ней (рис. 2, *а*). Ее развитие в структуру кроющей чешуи можно представить себе как процесс, при котором происходит утолщение клеточных стенок (утолщение неравномерное, наиболее утолщенными оказываются внутренние клеточные стенки клеток верхней эпидермы, наружные клеточные стенки остаются слабоутолщенными, при резке повреждаются и на препаратах могут не сохраниться; толщина клеточных стенок в ткани чешуи уменьшается в направлении от верхних слоев к нижним) с отложением в них дубильных веществ (рис. 2, *в*). Такая незначительная перестройка в ткани основания 1-го зеленого листа, вероятно, обеспечивает процесс его превращения в кроющую чешую клубнелуковицы. Преемственность между ними доказывается также сходным расположением и строением проводящих пучков в обоих органах, варьированием (от 10 до 22) в зависимости от видовой принадлежности числа слоев ткани как в основании первого зеленого листа, так и в кроющей чешуе клубнелуковицы. Сходное явление мы обнаружили у *Ixiolirion tataricum* subsp. *montanum* (Labill.) Takht. (Оганезова, 1981), у которого основания обоих зеленых листьев, отходящих от донца, превращались в кроющие чешуи. Очевидно, такой метаморфоз — общее явление для клубнелуковичных растений. Вероятно, лишь продолжительно вегетирующий зеленый лист может обеспечить дальнейшее развитие ткани основания листа в ткань кроющей чешуи.

Корень. Корневая система всех исследованных видов рода *Merendera*, как и большинства лилейных, представлена системой придаточных корней

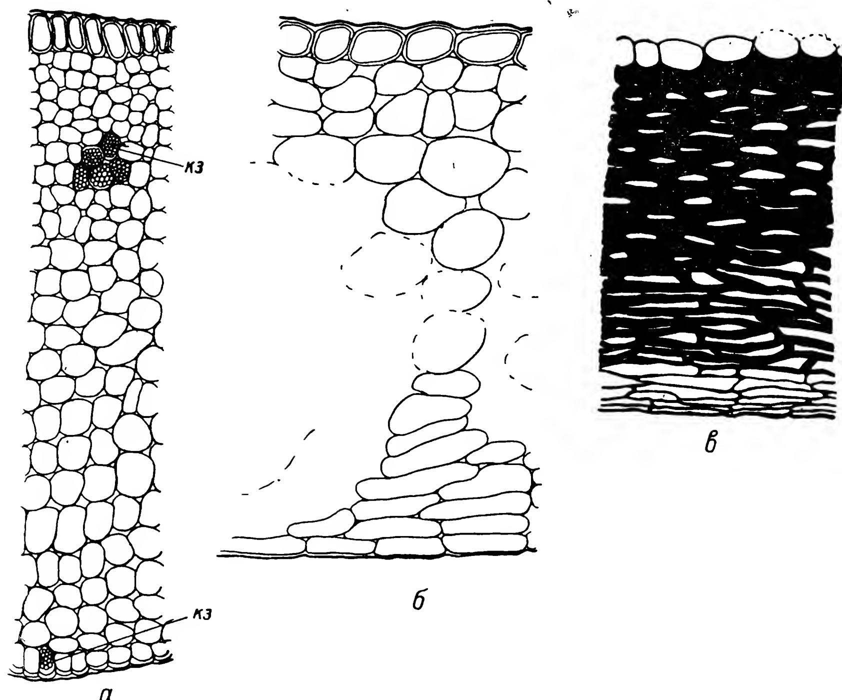


Рис. 2. Строение основания ассимилирующего (*а*), чешуевидного (*б*) листьев и покровной чешуи (*в*) клубнелуковицы *Merendera trigyna*.

кз — крахмальные зерна, ×140.

отходящих от донца и ежегодно отмирающих в конце вегетации. Под клетками эпидермы корня с незначительным утолщением клеточных стенок развиваются слой экзодермы, до 5 слоев крупноклеточной паренхимы, которая местами разрушается с образованием лизигенных полостей, слой эндодермы со слабым утолщением клеточных стенок и слой тонкостенных клеток перицикла. Проводящая система представлена только первичной структурой (рис. 3), флоэма — 3 группами элементов, ксилема — триархная с одним сравнительно крупным

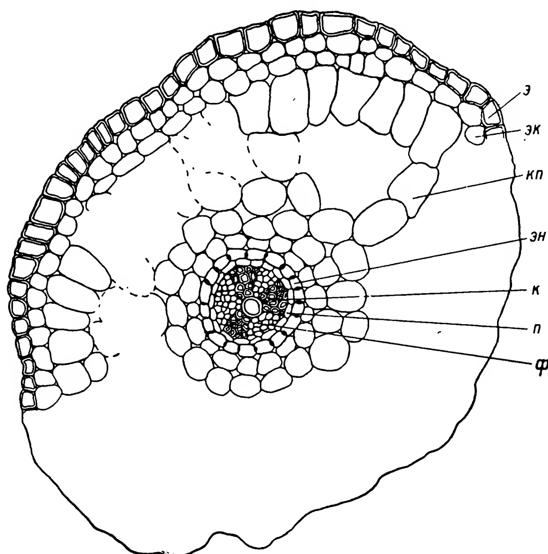


Рис. 3. Строение придаточного корня *Merendera trigyna*.

э — эпидерма, *эк* — экзодерма, *кп* — коровая паренхима (видны разрушенные клетки и полости), *эн* — эндодерма, *п* — перицикл, *ф* — флоэма, *к* — ксилема; ×200.

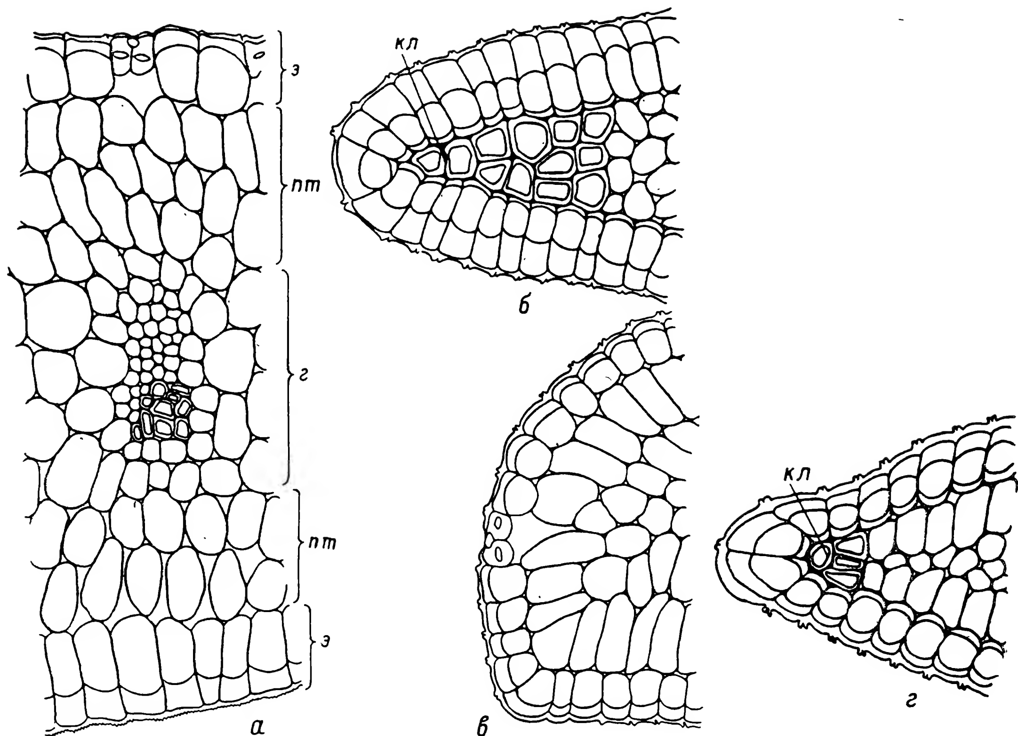


Рис. 4. Строение пластинки (*а*) и края листа (*б—г*).

а, *б* — *Merendera trigyna*; *в* — *M. filifolia*; *г* — *M. sobolifera*.
э — эпидерма, *пт* — палисадная ткань, *г* — губчатая ткань, *кл* — колленхима; ×200.

сосудом метаксилемы в центре корня. Исследование радиальных срезов и мацерированных тканей корня показало, что трахеальные элементы в корнях видов рода *Merendera* состоят из трахеид с лестничными утолщениями и лестничных сосудов. Полученные данные полностью согласуются со сведениями, приводимыми в литературе (Cheadle, Kosakai, 1972; Wagner, 1977). Элементы флоэмы представлены ситовидными трубками с ситовидными полями на поперечных стенках члеников.

Л и с т. Листья у всех видов амфистоматичные, изопалисадные. Устьица расположены параллельными рядами, по G. L. Stebbins и G. S. Khush (1961), они относятся к 4-му типу, т. е. лишены специфических околоустьичных клеток, по P. B. Tomlinson (1974), — к типу без делений смежных с устьицами клеток. На поперечном срезе клетки эпидермы изодиаметрические, покрытые тонкой кутикулой (складчатой на нижней эпидерме). Виды отличаются друг от друга степенью утолщения наружной клеточной стенки. Наиболее развиты утолщения в клетках эпидермы у *M. trigyne* и *Merendera* sp. из Иджевана, наименее развиты у *M. sobolifera*. К верхней и нижней эпидерме прилегают по 2 слоя палисадной ткани. Она выражена слабо (рис. 4, *а*), плотность ее у различных видов варьирует, но у большинства видов в начале вегетации она лишена межклетников. В средней части листа, между слоями палисадной ткани, развивается губчатая ткань, составленная округлыми, довольно крупными клетками. В начале вегетации она у большинства видов также лишена межклетников. В процессе роста листа, который продолжается вплоть до начала созревания семян, в его тканях, особенно в губчатой, развиваются межклетники. Степень их развития у разных видов различается. Для некоторых видов (*M. sobolifera*) характерно разрушение губчатой паренхимы с образованием лизигенных полостей. При этом размеры листа резко увеличиваются, достигая в длину 9—10, в ширину — 3—4 см (при первоначальных размерах 4—5 и 2—3 см соответственно). Паренхима листа пронизана многочисленными проводящими пучками, центральная жилка по величине почти не отличается от остальных. Обкладка

пучков паренхимная, среди клеток обкладки обычно несколько клеток выделяются своей сильной вакуолизацией и отсутствием хлоропластов.

Край листа составлен группами клеток колленхимы, расположение и число клеток которой специфичны для видов. Так, например, для *M. trigyna* (рис. 4, *б*) характерно развитие 12—15 клеток колленхимы, расположенных клиновидно-вытянутой группой; для *M. raddeana* число клеток этой ткани равно 1—2, расположенных компактной группой по самому краю листа; у *M. sobolifera* число клеток колленхимы равно 4—5, расположенных треугольной группой (рис. 4, *г*). Отсутствие колленхимы в крае листа характерно для средиземноморского вида *M. filifolia* с нитевидными листьями (рис. 4, *в*). Возможно, форма листа и отсутствие колленхимы у этого вида связаны с более коротким, чем у кавказских видов, временем внутрипочечного развития — у *M. filifolia* листья появляются вместе с цветками еще осенью.

Сопоставление данных по структуре листа видов рода *Merendera* приводит нас к следующему заключению. Лист всех исследованных видов в начале вегетации может быть отнесен к экологическому типу, который В. К. Василевская [1] считала одним из наиболее характерных для растений Средиземноморской области: амфистоматичный изопалисадный лист с довольно плотными без межклетников тканями. Мы называем его средиземноморским экологическим типом листа. Этот тип обычно характеризует растения довольно сухих освещенных местообитаний. Виды рода *Merendera* по типу ареала относятся к древнесредиземноморским (Гроссгейм, 1940; Попов, 1983), но их вегетация полностью завершается до наступления сухого периода, так что увязывать структурные особенности листа с необходимостью приспособления к дефициту влаги невозможно. Но приспособления как к повышенной, так и к пониженной температурам для растений в определенных условиях обитания могут быть практически одинаковы (Василевская, 1954), если основным приспособительным фактором является ограничение потери воды. Начало вегетации видов рода *Merendera* всегда приурочено к самому началу весны или к зиме, т. е. особенности листа у видов рода *Merendera* в начале вегетации, вероятно, связаны с низкими температурами окружающей среды. Отцветание видов рода *Merendera* и усиленный рост листьев совпадают с окончанием холодов, увеличением количества влаги в почве. В результате исходная — плотная без межклетников — структура листа замещается структурой с более развитыми межклетниками и даже с воздушными полостями. В таком листе активнее протекают аэрация и транспирация, что больше соответствует новому температурному режиму.

Василевская (1954) выявила возможность использования структуры листа для реконструкции исторического развития вида. Исходя из этого, мы проанализировали особенности строения листа у видов рода *Merendera* и пришли к выводу, что они являются аборигенами современных местообитаний, а не пришельцами из более мезофильных областей, как это можно заключить по их фенологии. Этот вывод полностью совпадает с оценкой ареалов видов рода *Merendera* как древнесредиземноморских. Небольшие вариации в описанных структурах, как-то: бóльшая или меньшая толщина клеточных стенок эпидермы, бóльшая или меньшая плотность мезофилла в молодом и старом листьях, характер развития колленхимы по краю листа, находят свое объяснение в экологии каждого вида. Для подтверждения достоверности выводов, полученных при сопоставлении экологического типа листа и данных флористического анализа, мы сравнили структуру листа у видов и родов с разными типами ареалов. Были изучены некоторые виды родов *Colchicum*, *Eremurus*, *Lilium*, *Tulipa*.

Если структура листа у среднегорного вида *Colchicum szovitsianum* практически такая же, как и у *Merendera trigyna*, то в структуре лесного вида *Colchicum umbrosum* наблюдаются особенности, характерные для теневого листа: число слоев палисадной ткани уменьшается до 1 под верхней и над нижней эпидермой, ближе к краю листа клетки этого слоя по высоте почти не отли-

[1] В. К. Василевская на кафедре ботаники ЛГУ читала оригинальный курс лекций по экологической анатомии растений. Скоропостижная смерть не позволила ей опубликовать многое из ее выводов и заключений.

чаются от остальных клеток мезофилла. В целом же структуру листа изученных видов рода *Colchicum* можно отнести к средиземноморскому экологическому типу. Таким образом, и по структуре листа, и согласно флористическому анализу (Гроссгейм, 1940), виды рода *Colchicum* являются аборигенами Древнего Средиземноморья.

Все 3 изученных вида древнесредиземноморского рода *Eremurus* характеризуются амфистоматичным изопалисадным листом с высокой палисадной тканью под верхней и над нижней эпидермой; крупноклеточная губчатая ткань разрушается с образованием полостей — вариант средиземноморского экологического типа. И эти данные по структуре листа совпадают с данными флористического анализа. В то же время изучение структуры листа позволяет уточнить экологию исследованных видов *Eremurus*. Разрушение губчатой ткани с формированием воздухоносных полостей свидетельствует о том, что лист функционирует в условиях сильного увлажнения, тогда как местообитания видов рода *Eremurus* часто описываются как «сухие склоны» (Гроссгейм, 1940; Введенский, 1963). Выращивая на опытном участке виды рода *Eremurus*, мы заметили, что экземпляры, высаженные на сухом, открытом, неполивном месте, развивают листья, которые чрезвычайно быстро вянут, и соцветия остаются недоразвитыми. Экземпляры же, выращиваемые на влажном, даже затененном в первую половину вегетации месте, хорошо развиваются, цветут и плодоносят. Характер местообитаний *Eremurus spectabilis* подтверждается экспериментальными данными — вид растет в местах достаточно высокого, во всяком случае в период до плодоношения, увлажнения.

У *Lilium szovitsianum* лист настоящего мезофильного растения — унифациальный, дорсивентральный, с одним слоем палисадной ткани и несколькими слоями губчатой ткани. При этом клетки палисадной ткани в отличие от типичной не очень высокие, но широкие, с хорошо выраженными вертикальными выростами. H. Solereder и F. J. Meyer (1929) обнаружили подобные клетки в листе видов рода *Spathiphyllum* (*Araceae*) и назвали их «armpalisadenzellen». И. Д. Романов (1952) нашел их в листе тюльпана Регеля и интерпретировал это как признак специализации вида. Мезофильная структура листа представителей рода *Lilium* соответствует современным условиям местообитаний видов рода (лес, субальпийские луга) и данным о его происхождении. По М. Г. Попову (1983), род *Lilium* без сомнения относится к «флоре гинкго», которую он называет «лугово-лесной», и является пришельцем на территории Древнего Средиземноморья.

В роде *Tulipa* изучены виды из разных областей ареала и разной фенологии, но структурные особенности листа при этом оставались почти одинаковыми: лист амфистоматичный, под верхней эпидермой располагаются 2—3 слоя тангентально вытянутых клеток с большим количеством хлоропластов в них, межклетников почти нет; остальные слои также тангентально вытянутые, плотные, но с заметно меньшей концентрацией хлоропластов. Виды тюльпанов отличаются друг от друга толщиной наружной клеточной стенки эпидермы. У степного вида *T. julia* и обитателя фриганы *T. biflora* она много толще, чем у лесных видов *T. greigii* и *T. sosnowskyi*. Есть различия в толщине листа. У *T. julia* внутренние слои хлоренхимы разрушаются с образованием полостей, у *T. biflora* все ткани листа отличаются особой плотностью. Названные различия, безусловно, связаны с различиями в фенологии и экологии видов. В целом же лист тюльпана можно отнести к лесному теневому экологическому типу.

Вопрос о происхождении рода *Tulipa* еще не решен. Попов (1983) указывает на явные и близкие связи между родами *Tulipa* и *Lilium* через род *Fritillaria*, что признавал еще A. Engler (Engler, Prantl, 1888). Если судить по листу, то род *Tulipa*, так же как род *Lilium*, является пришельцем из «флоры гинкго» во флору Древнего Средиземноморья. Благодаря небольшим морфологическим перестройкам структуры листа (амфистоматичность, плотность тканей листа) и эфемероидному жизненному циклу род *Tulipa* настолько органично вошел во флору Древнего Средиземноморья, что Средняя Азия стала центром видового разнообразия рода. Не все разделяют идеи Попова, ссылки на «флору гинкго» могут показаться неубедительными. Но вне зависимости от этого нельзя

не признать, что структура, подобная структуре листа в роде *Tulipa*, не могла изначально формироваться в условиях яркого освещения и относительной сухости. Предлагаемый нами вывод нуждается в дополнительных аргументах и дальнейшем подтверждении. Но мы вынесли на обсуждение этот вопрос, чтобы привлечь внимание исследователей к углубленному изучению такого важного признака, как структура листа. Приведенные примеры показали перспективность использования структуры листа для получения дополнительных сведений о происхождении неоднородной группы растений, называемых эфемероидами и по разным причинам приспособленным к вегетации в относительно влажное время года.

Стебель. При изучении структуры короткого стебля видов рода *Merendera*, несущего 2—3 зеленых листа и обычно почти не выходящего на поверхность почвы, не обнаружили каких-либо различий между изученными видами и образцами. Следует только отметить, что проводящие элементы в стебле видов рода *Merendera*, как на это уже не раз указывалось в литературе (Dahlgren, 1975; Dahlgren, Clifford, 1982; Wagner, 1977), представлены менее специализированными, чем в корне, элементами: ксилема составлена длинными трахеидами с кольчатыми и спиральными утолщениями, элементы флоэмы характеризуются развитием ситовидных полей на боковых стенках.

Наблюдение за прохождением листовых и цветочных следов в стебле видов рода *Merendera* позволило сравнить структуру стелы представителей этого рода с таковой у видов рода *Ixiolirion* (Оганезова, 1981) — клубнелуковичного растения с развитым надземным стеблем, и сопоставить полученные данные с предложенным Tomlinson (1970) Rhapis-типом как наиболее распространенным типом формирования атактостелы однодольных. Проводящая система у видов рода *Merendera* составлена следами 3—4 листьев и следом цветка или цветков. Два первых отходят от донца и не принимают участия в формировании проводящей системы стебля. В самом основании короткого стебля у представителей рода *Merendera* складывается структура из множества проводящих пучков, уложенных в несколько концентрических кругов, — обычная атактостела. Чтобы проследить, из следов каких органов складывается подобная структура, мы наблюдали ее в направлении сверху вниз. Это не соответствует направлению формирования стелы, но облегчает процесс наблюдения: меньшее число органов на верхушке побега помогает с легкостью идентифицировать их следы в стеле стебля. На верхушке побега стела составлена двумя концентрическими кругами. Наружный — след последнего листа, внутренний — след терминального цветка. Следы остальных цветков (у *Merendera* их обычно не больше 3 на побеге) образуют по периферии центрального круга подобие почечных следов. Ниже по стеблю к стеле присоединяются след (следы) еще 1 (2) листьев и образуются еще 1 (2) концентрических круга по периферии стелы. Именно так складывается в основании стебля вышеописанная система из нескольких концентрических кругов проводящих пучков. Таким образом, стела видов рода *Merendera* при наиболее распространенном для однодольных центробежном направлении дифференциации проводящей системы (Баранецкий, 1897) составлена не синтетическими пучками, а следами отдельных листьев и цветков.

Tomlinson (1970), изучая проводящую систему пальм, пришел к выводу, что модель проводящей системы однодольных близка к той, которую он наблюдал у *Rhapis excelsa*. Ее характерные черты состоят в следующем. Каждый проводящий пучок стебля однодольных ветвится в местах интервалов, связанных с контактами листьев. В месте контакта одна ветвь (листовой след) идет в лист, вторая (вертикальный пучок) продолжается в оси. Таким образом, проводящая система однодольных составлена системой из синтетических пучков в центральной части стебля и листовых следов — по периферии стебля. Сходное явление мы описали для удлиненной части побега представителей рода *Ixiolirion* (Оганезова, 1981), у которого бо́льшая часть проводящих пучков листового следа остается в коре и сливается со следами последующих листьев и лишь 1—2 пучка из листового следа причленяются к центральному кругу проводящих пучков, первоначально сформированному из следов цветков. В коротеньком стебле видов рода *Merendera* синтетические пучки не образуются, следы отдельных органов не причленяются друг к другу. Это похоже на струк-

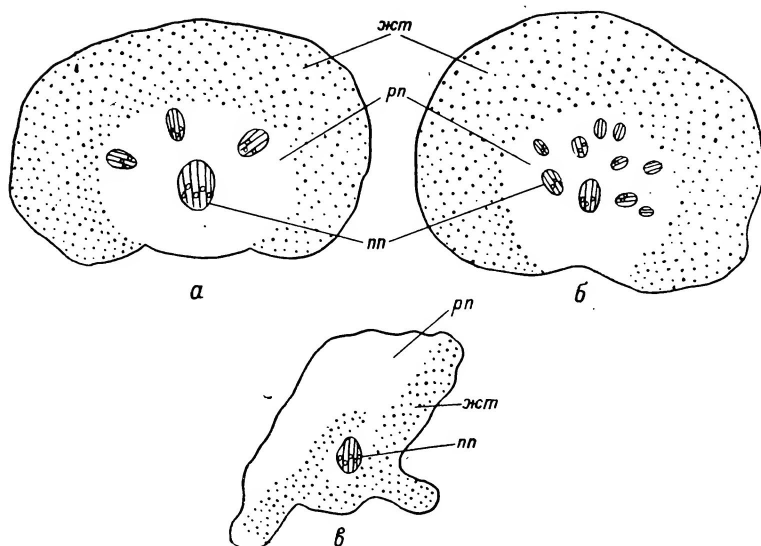


Рис. 5. Схема строения тычиночных нектарников *Merendera trigyna* (*а*), *M. raddeana* (*б*) и *M. filifolia* (*в*).

жт — железистая ткань, *рп* — рыхлая паренхима, *пп* — проводящие пучки, ×50.

туру стелы, наблюдаемую в розеточной части побега видов рода *Ixiolirion*, где следы крупных листьев, формирующихся друг за другом, не сливаются и образуют отдельные круги.

Очевидно, предложенная Tomlinson (1970) схема проводящей системы однодольных — Rhapis-тип — не носит универсального характера и ограничена описанием стелы однодольных с удлиненной осевой системой. В случаях же близких к розеточным формам роста формирование системы синтетических пучков из следов листьев и цветков не завершается даже в основании побега. Из этого можно заключить, что пути формирования атактостелы могут варьировать, общими являются только доминирование крупных стеблеобъемлющих листьев и мощное соцветие, венчающее стебель. Подобное сочетание морфологических структур приводит к формированию подобия атактостелы даже у двудольных, например у барбарисовых (Оганезова, 1978).

Тычинки. Изучены тычиночные нектарники, тычиночная нить и пыльники. Нектарники развиваются в основании тычиночной нити. Они образуют одностороннее, обычно яркоокрашенное утолщение основания тычинок. Структура нектарников у всех исследованных кавказских видов рода *Merendera* примерно одинакова: под эпидермой полукругом располагаются несколько (10—12) слоев ткани невакуолизированных клеток, секретирующих нектар. Под ними, заполняя оставшуюся часть, находятся вакуолизированная рыхлая паренхима и проводящие пучки. Исследованные виды различаются большей или меньшей степенью рыхлости паренхимы в области проводящих пучков; одновременным или растянутым на всю длину нектарника формированием системы проводящих пучков; расположением и числом пучков. У всех кавказских видов проводящие пучки располагаются следующим образом — в центре развивается крупный пучок, который проходит в тычиночную нить и далее в пыльник, более мелкие пучки располагаются вокруг него в 1 (2) полукруга. По нашим наблюдениям, мелкие латеральные пучки не контактируют с центральным пучком, они исчезают в паренхиме тычиночной нити, и, очевидно, специфически связаны с нектарником. Биологическое значение развития латеральных пучков вокруг центрального пучка нектарника может сводиться к улучшению функционирования его секреторной ткани. Это доказывается следующими наблюдениями. Отношение железистой к паренхимной ткани больше у видов с 1 полукругом проводящих пучков (*Merendera trigyna*, *Merendera* sp. из Дилижана), чем у видов с 2 полукругами (*M. sobolifera*, *Merendera* sp. из Иджевана) за счет большого объема железистой ткани (рис. 5, *а*). Очевидно,

при увеличении относительного количества паренхимы нектарника контакт железистой ткани с центральным проводящим пучком затрудняется, чем и вызвано, видимо, формирование латеральных пучков. Это становится ясным на примере структуры нектарника *M. filifolia*, в котором развивается один проводящий пучок, гомологичный центральному пучку нектарников кавказских видов. У него железистая ткань окружает единственный проводящий пучок, чем, вероятно, объясняется полное отсутствие латеральных пучков (рис. 5, *в*).

В тычиночной нити какие-либо специфические для видов особенности обнаружены не были. В структуре пыльников мы выявили следующее: у большинства образцов в пыльник входит 1 проводящий пучок и продолжается в нем. У *M. raddeana* (рис. 5, *б*) он после вхождения разделяется на 3 отдельных.

Заключение

В результате предпринятого изучения анатомии видов рода *Merendera* установлено следующее. Для диагностики видов рода можно использовать признаки структуры листа: число слоев палисадной и губчатой тканей, характер развития межклетников, колленхимы и некоторые другие; особенности строения нектарников: число, расположение и характер формирования проводящих пучков, соотношение объема секреторной ткани и паренхимы и др.; для видов специфично число слоев в тканях кроющей чешуи клубнелуковицы, в некоторых случаях — число проводящих пучков в пыльнике. В структуре корня и стебля не выявлены видоспецифичные признаки.

Обнаружено, что так же, как у большинства однодольных, у видов рода *Merendera* проводящие элементы в корне более специализированы (лестничные сосуды, ситовидные поля на поперечных концах члеников), чем в стебле (трахеиды, ситовидные поля на боковых стенках клеток флоэмы). Кроме того, установлено, что атактостела короткого стебля видов рода *Merendera* складывается из следов проводящих пучков листьев и цветков, без образования синтетических пучков. Это похоже на способ формирования стелы у розеточных форм однодольных, но отличается от того, что встречается у форм с растянутыми междоузлиями, и не соответствует схеме Tomlinson (1970). Таким образом, точка зрения Tomlinson на универсальность предложенного им Rhapis-типа не подтверждается.

Оценивая структуру листьев в роде *Merendera* с точки зрения экологии и сопоставляя ее с таковой у родов с разными типами ареалов, но относящихся к той же фенологической группе эфемероидов, удалось подтвердить аборигенное происхождение видов рода *Merendera* во флоре Древнего Средиземноморья. На этих примерах сделана попытка доказать возможность использования структуры листа, его экологического типа для уточнения происхождения и принадлежности отдельных видов и родов к различным флористическим комплексам.

ЛИТЕРАТУРА

Ахвердов А. А. Биология некоторых геофитов флоры Армении. — Бюл. Бот. сада АН АрмССР, 1955, № 15, с. 5—132. — *Баранецкий О. В.* Образование постоянных тканей в вегетационных верхушках однодольных растений. Киев, 1897. 52 с. — *Василевская В. К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 183 с. — *Введенский А. И.* Семейство *Liliaceae*. — В кн.: Флора Таджикской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, т. 2, с. 178—290. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Баку: АзФАН, 1940, т. 2, 284 с. — *Оганезова Г. Г.* Сравнительная анатомия вегетативных побегов представителей *Berberidaceae* в связи с систематикой этого семейства. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 3, с. 419—423. — *Оганезова Г. Г.* Анатомо-морфологическое исследование *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum*. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 702—713. — *Попов М. Г.* Основные черты истории развития флоры Средней Азии. — В кн.: *М. Г. Попов.* Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Киев: Наукова думка, 1983, т. 1, с. 68—116. — *Романов И. Д.* К анатомии реликтовых растений. Анатомия листа *Tulipa* Regelii. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1952, т. 57, № 5, с. 79—87. — *Черняковская Е. Г.* Род *Merendera*. — В кн.: Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, т. 4, с. 16—19. — *Cheadle V. I., Kosakai H.* Vessels in *Liliaceae*. — Phytomorphology, 1972, vol. 21, N 4, p. 320—333. — *Dahlgren R.* A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. — Bot. Not., 1975, vol. 28, N 1, p. 119—147. — *Dahlgren R., Clifford H. T.* The monocotyledons: a comparative

study. — London: Acad. Press, 1982. 337 p. — *Engler A.*, *Prantl R.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888, 2 Teil, 5 Abt. 162 S. — *Solereder H.*, *Meyer F. J.* Systematische Anatomie der Monokotyledonen. Berlin, 1929, Hf 3. 230 S. — *Stebbins G. L.*, *Khush G. S.* Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. — Amer. J. Bot., 1961, vol. 48, N 1, p. 51—59. — *Tomlinson P. B.* Monocotyledons towards an understanding of their morphology and anatomy. — Adv. Bot. Res., 1970. 520 p. — *Tomlinson P. B.* Development of the stomatal complex as a taxonomic character in the monocotyledons. — Taxon, 1974, vol. 23, N 1, p. 109—128. — *Valdés B.* Genus *Merendera* Ramond. — In: Flora Europaea, Cambridge, 1980, vol. 5, p. 25. — *Wagner P.* Vessel types of the monocotyledons: a survey. — Bot. Not., 1977, vol. 30, N 3, p. 383—402.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 4 I 1985.

SUMMARY

To establish diagnostic characters in the anatomical structure of the *Merendera* species, their vegetative organs, stamens, and nectaries have been studied. The species are distinguished in some characters of leaf, bulbotuber external scale, and nectary structure. It has been established, that external scale in the *Merendera* species is formed from the second leaf base. Isopalisade, with compact tissues, the leaf structure is adaptive for early spring and winter growth. The leaf structure of that kind is quite characteristic of the Mediterranean plants. The similarity in the structural type of leaf most likely is indicative of the aborigenous origin of the *Merendera* species in the flora of Ancient Mediterranean. In the stem structure there have been found deviations from the Rhapis-type stem pattern of monocotyledons, proposed by P. B. Tomlinson (1970). The above distinctive features contribute to a better understanding of the lifeform structure of the bulbotuberous plant of the *Liliaceae* family.

УДК 581.524.3

К. А. Малиновский, И. В. Царик, А. С. Климишин

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ В ПРОЦЕССЕ ДИГРЕССИВНОЙ СМЕНЫ ЕЛОВОГО ЛЕСА

K. A. MALINOVSKY, I. V. TZARIK, A. S. KLIMISHIN.
CHANGES IN THE STRUCTURE OF PLANT COENOPOPULATIONS IN THE COURSE OF DIGRESSIVE SUCCESSION OF SPRUCE FOREST

Изучена структура ценопопуляций растений в трех сообществах бореального эколого-генетического ряда на границе верхнего лесного и субальпийского поясов в Черногоре (Украинские Карпаты) — ельнике черничном (18 ценопопуляций), черничнике зеленомошном (15 ценопопуляций), белоуснике красноовсяницевом (16 ценопопуляций). Установлено, что под влиянием антропогенных факторов флористическая насыщенность снижается примерно на 50 видов. В то же время в 6 раз возрастает общая плотность ценопопуляций, изменяются их возрастной состав, масса, отношение между вегетативным и генеративным размножением и другие признаки.

Интенсивное влияние человека на растительность в полосе контакта лесного и субальпийского поясов в Карпатах привело к значительному снижению верхней границы леса, сокращению площадей криволесий, высокотравий и болотных ценозов. На их месте образовались кустарничковые, травянистые плотнодерновинные и рудеральные сообщества. Изучение структурных и флористических связей между первичными и вторичными сообществами позволило выделить в этой полосе 5 эколого-генетических рядов сообществ: бореальный, горно-кустарниково-высокотравный, неморальный, болотный и петрофильный, возникших на месте первичных типов растительности: еловых лесов, криволесий *Pinus mugo* Turra, *Duschekia viridis* (Chaix) Opiz и высокотравий, буковых и частично яворовых лесов, первичной болотной растительности, а также на площадях, занятых каменистыми россыпями, осыпями, скалами (Малиновський, 1959).

Дальнейшие сравнения структурно-функциональной организации первичных и вторичных сообществ показали упрощение структуры последних, в частности вертикального сложения, ассимиляционного аппарата, уменьшение запасов подстилки, разрушение яруса мхов и верхних горизонтов почвы, снижение общих запасов и приростов фитомассы, биогеохимических циклов, водо- и климаторегулирующих функций (Малиновський, 1974; Голубець, Малиновський, 1975; Царик, 1977; «Дигрессия биогеоценотического покрова. . .», 1984). Ранее не были изучены реакции ценопопуляций растений на действие антропогенных факторов, дающие предпосылки для прогнозирования смен растительности.

С целью исследования структуры ценопопуляций травянистых и кустарничковых растений, изменяющихся под влиянием антропогенных факторов, проведено сравнительное изучение таких их параметров, как численность, фитомасса, возрастной состав и способы размножения.

Материал и методика

Исследования проведены в сообществах бореального эколого-генетического ряда: исходном фитоценозе — ельнике черничном (Piceetum myrtillosum) — и возникших на месте еловых лесов черничнике зеленомошном (Myrtilletum

hylocomiosum) и белоуснике красноовсяницевом (Nardetum festucosum rubrae). Объекты исследований находятся на северном макросклоне хр. Черногоры в районе Карпатского стационара Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР в пределах высот 1340—1460 м над ур. м.

Участок ельника черничного расположен на высоте 1340 м по склону крутизной 18°, почва буроземная, щебнистая. Древостой разновозрастный, средний возраст деревьев 120—130 лет, высота — 26.2 м, диаметр стволов — 32.7 см; полнота 0.7, бонитет II. Подлесок отсутствует. Подрост редкий, групповой. Общее покрытие травяно-кустарничкового яруса 60—70 %, в нем принимают участие около 70 видов. Преобладают *Vaccinium myrtillus* L., *Oxalis acetosella* L., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Soldanella hungarica* Simonk., *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin, *Senecio nemorensis* L., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Polytrichum formosum* Hedw. и др.

Черничник зеленомошный расположен широкой полосой вдоль верхней границы леса. Он представляет собой оставшийся после уничтожения деревьев нижний ярус ельника черничного. В ценозе преобладают *Vaccinium myrtillus* и *Hylocomium splendens*, однако в результате изменившихся условий среды, особенно интенсивности освещения и под влиянием выпаса, в нем появилось много видов пасторальной флоры, преимущественно плотнодерновинных злаков, и начался дерновый почвообразовательный процесс. Черничник представляет собой трехъярусный ценоз. В первом ярусе встречаются *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Calamagrostis villosa* J. F. Gmell., *Luzula sylvatica*, *L. luzuloides* (Lam.) Dandy et Will., *Poa chaixii* Vill. Во втором ярусе — *Nardus stricta* L., *Festuca rubra* L., *F. supina* Schur., *F. picta* Kit., некоторые виды альпийских злаков и разнотравья, не встречавшиеся в лесу. Хорошо сохранились синузии лесных мхов и лишайников, свидетельствующие о лесном происхождении черничника.

Конечной стадией смен ельников черничных, наступивших в результате выпаса, являются белоусники. Они характеризуются еще большим обеднением видового состава флоры. Общих с ельником видов здесь всего 5—6, с черничником — 18. Проективное покрытие лесных видов достаточно высокое. При общем покрытии 85 % на лесные виды приходится 30—35 %, в том числе на *Vaccinium myrtillus* — 25. Хорошо сохранились синузии мхов. Полностью исчезли синузии лесного высокотравья из *Senecio nemorensis*, *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner и др. Следует отметить, что чистые белоусники в режиме заповедания быстро превращаются в переходные сообщества — белоусники красноовсяницевые и полевицевые, или красноовсяничники. Введение в районе стационара заповедного режима в связи с созданием Карпатского государственного заповедника, а затем Карпатского природного национального парка содействовало демутационным процессам, которые отразились на результатах исследований.

В каждом конкретном ценозе закладывали трансекты длиной 50 и шириной 1 м, на которых изучали структуру основных ценопопуляций растений. В случае недостатка материала для статистической обработки дополнительный сбор производили на специально заложенной для этой цели площади. Возрастной состав растений изучали на основании методик Т. А. Работнова (1950а, б, 1960, 1964) и О. В. Смирновой с соавторами (1976). Для определения численности ценопопуляций использована фитоценотическая счетная единица (Смирнова, 1976). Для каждого вида определены численность и фитомасса особей разных возрастных групп, изучено вегетативное и генеративное размножение и проведено сравнение основных параметров ценопопуляций в сообществах антропогенного сукцессионного ряда.

Результаты исследований

В коренном ценозе, ельнике черничном, изучена структура ценопопуляций 18 видов растений. Характерной чертой возрастных спектров ценопопуляций травянистых растений является преобладание виргинильных особей при незначительном числе стареющих и совсем низком генеративных. Исключением оказались спектры *Calamagrostis villosa* и *Luzula sylvatica*, абсолютный макси-

мум в которых приходится на субсенильные особи, а также *Soldanella hungarica*, *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub, *Leucanthemum rotundifolium* (Waldst. et Kit.) DC. и *Senecio nemorensis*, пик численности в которых составляют генеративные особи.

Возрастной спектр доминирующей в травяно-кустарничковом ярусе ценопопуляции *Vaccinium myrtillus* также характеризуется максимальной численностью виргинильных особей, составляющих около 60 % всех особей ценопопуляции (без учета группы подроста). На долю молодых, средневозрастных и старых генеративных, в том числе временно нецветущих, особей приходится 10, а сенильных и субсенильных — 30 %. Самоподдержание ценопопуляции *Vaccinium myrtillus* происходит как вегетативным, так и генеративным способами, однако преобладающим является первый. К ценопопуляциям, обладающим полночленным возрастным спектром, кроме *Vaccinium myrtillus*, относятся *Oxalis acetosella*, *Homogyne alpina*, *Luzula sylvatica*, *Viola biflora* L. и *Soldanella hungarica*. Более половины изученных ценопопуляций в еловом лесу имеют неполночленный возрастной спектр. Условно их можно разделить на две группы. Первая представлена ценопопуляциями, у которых отсутствуют постгенеративные особи. Это ценопопуляции *Aposeris foetida* (L.) Less., *Campanula abietina* Griseb. et Schenk, *Crepis paludosa* (L.) Moench, *Galeobdolon luteum* Huds., *Hieracium transsilvanicum* Heuff, *Ranunculus carpaticus Herb.*, *Stellaria nemorum* L. Вторая представлена ценопопуляциями со спектрами, у которых отсутствуют генеративные особи, например *Calamagrostis villosa*. Первой группе ценопопуляций свойственна низкая интенсивность генеративного размножения. В первую очередь это относится к неморальным и бореальным видам, находящимся на верхнем пределе своего распространения (*Galeobdolon luteum*, *Stellaria nemorum*), а также к видам, недавно внедрившимся в ценоз в результате выпаса и еще не успевшим достичь генеративного состояния. Наличие у ценопопуляций второй группы только виргинильных и постгенеративных особей указывает на то, что их пополнение идет за счет нерегулярного заноса семян из соседних открытых ценозов.

Отсутствие генеративного пополнения некоторых ценопопуляций в лесу объясняется не только неспособностью к образованию генеративных побегов, но и низкой всхожестью семян. Проведенные опыты показали низкую всхожесть (до 10 %) у 6 видов и полное отсутствие всхожести у *Anemonoides nemorosa*, *Crepis paludosa*, *Hieracium transsilvanicum*, *Viola biflora* и др. (Жиляев, Климишин, 1979). У многих ценопопуляций появившиеся весной всходы отмирают к концу вегетации.

На основании анализа возрастных спектров ценопопуляций и их способности к самоподдержанию представляется возможным определить типы ценопопуляций растений. В составе елового леса, по классификации Т. А. Работнова (1950а), выделяются все три типа ценопопуляций — инвазионные, нормальные и регрессивные. Большинство из них принадлежит к нормальному типу. В их составе имеются особи всех возрастных групп. Растения этих ценопопуляций размножаются генеративным и вегетативным путями и способны длительное время поддерживать свою численность. Среди исследованных ценопопуляций 16 — нормального типа, 1 — инвазионного, 1 — регрессивного. Кроме того, в ценозе присутствуют инвазионные ценопопуляции луговых злаков — *Nardus stricta*, *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis* Sibth. — и других пасторальных видов, численность которых очень мала. Как правило, они проникают в ценоз вдоль скотопрогонных дорог и троп.

Спектры нормальных полночленных ценопопуляций представлены особями всех возрастных состояний. В ценозе превалируют молодые полночленные популяции, характеризующиеся преобладанием виргинильных особей (*Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella* и др.). Омоложение большинства этих ценопопуляций происходит как вегетативным, так и генеративным путями, но значение последнего меньше. Спектры нормальных молодых неполночленных ценопопуляций *Galeobdolon luteum*, *Ranunculus carpaticus* и других также характеризуются преобладанием группы виргинильных особей и незначительным числом генеративных. В этих ценопопуляциях могут отсутствовать какая-либо

одна или даже несколько возрастных групп, но преимущественно субсенильных и сенильных.

Примером регрессивных ценопопуляций является *Calamagrostis villosa*. Этому типу ценопопуляций свойственны наличие в возрастном составе особей заключительных стадий онтогенеза и полное отсутствие генеративного возобновления. Следует отметить, что у некоторых особей наблюдается вегетативное размножение, однако оно непостоянно и не сопровождается омоложением потомства.

Общая численность особей разных возрастных групп в еловом лесу — 296.4 экз. на 1 м^2. В нее не включена группа подроста (всходы, ювенильные и имматурные растения) как наиболее динамичная на протяжении сезона вегетации. Несмотря на доминирование в травяно-кустарничковом ярусе *Vaccinium myrtillus*, численность ее невысокая — всего 18.6 экз. на 1 м^2. Высокую численность имеют ценопопуляции только двух видов — *Oxalis acetosella* (123.8) и *Soldanella hungarica* (103.0). Более 10 особей на 1 м^2 у *Anemonoides nemorosa* и *Luzula sylvatica*. Численность особей всех остальных ценопопуляций — менее 10 экз. на 1 м^2.

Общая надземная фитомасса изученных ценопопуляций — 99.2 г на 1 м^2 (в абсолютно сухом состоянии). Виргинильные особи образуют 50.0 % фитомассы, генеративные — 33.3 и состарившиеся — 16.7. По своей значимости и функциональной роли виргинильные особи представляют собой неоднородную группу. По величине особей и массе большинство их легко разделить на три уровня жизненности: низкий, средний и высокий. В общей фитомассе преобладают *Vaccinium myrtillus*, *Soldanella hungarica*, *Oxalis acetosella* и *Luzula sylvatica*, затем в порядке уменьшения следуют *Homogyne alpina*, *Campanula abietina* и *Calamagrostis villosa*. Участие остальных видов в общей фитомассе незначительно, однако в метаболизме биогеоценоза они играют определенную роль, являясь детерминантами специфических консортов.

В черничнике зеленомошном, образовавшемся на месте елового леса, изучена структура ценопопуляций 15 видов растений. В составе большинства ценопопуляций преобладают особи виргинильной группы. У меньшей части ценопопуляций абсолютный максимум в возрастном спектре приходится на субсенильные особи. В составе ценопопуляции доминанта сообщества значительное число генеративных особей (37.0 %), продуцирующих большой урожай семян (4050—7400 экз. на 1 м^2), что указывает на повышение роли генеративного размножения у *Vaccinium myrtillus* в черничнике зеленомошном по сравнению с еловым лесом. Это подтверждает и наличие в черничнике зеленомошном всходов, ювенильных и имматурных особей. В данном сообществе ценопопуляция *V. myrtillus* находится в условиях существования, близких к оптимальным.

В возрастном спектре ценопопуляции *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avror. имеются два почти одинаковых максимума, приходящихся на виргинильные (32.7 %) и субсенильные (31.4 %) особи, однако жизненность *R. vitis-idaea* ниже, чем *Vaccinium myrtillus*. Об этом свидетельствуют неполночленность возрастного спектра, а также нерегулярное пополнение ценопопуляции за счет особей семенного происхождения, хотя диссеминация носит постоянный характер и урожай семян довольно высок — 1000—1070 экз. на 1 м^2.

Ценопопуляции, обладающие полночленным возрастным спектром, можно разделить на две группы. Первая — с абсолютным максимумом, составляемым виргинильными, а вторая — субсенильными особями. К первой группе принадлежат ценопопуляции *Festuca picta*, *F. supina*, *Hieracium alpinum*, *Homogyne alpina*, *Luzula luzuloides* и *Soldanella hungarica*, ко второй — ценопопуляции *Vaccinium myrtillus* и *Nardus stricta*.

Ценопопуляции с неполночленными возрастными спектрами также разделяются на две группы. Первая — с левосторонним типом возрастного спектра, в которой абсолютный максимум приходится на виргинильные особи. В эту группу входят ценопопуляции *Anthoxantum alpinum* A. et D. Löve, *Parageum montanum* (L.) Hara. Вторая группа — с правосторонним типом возрастного спектра, в котором абсолютный максимум приходится на субсенильные особи. К ней относится ценопопуляция *Deschampsia cespitosa*. Что касается *Rhodococcum vitis-idaea*, то ценопопуляция этого вида не имеет постоянного возрастного

спектра, а занимает промежуточное положение между первой и второй группами.

Неполночленность ценопопуляций многих видов растений связана с влиянием неблагоприятных климатических условий. В связи с задержкой начала вегетации или ранним выпадением снега их семена не успевают достигнуть даже восковой спелости и, естественно, не прорастают. Часто низкие минимальные температуры в начале вегетации приводят к полному отмиранию генеративных побегов, например у *Luzula sylvatica* и *Soldanella hungarica*, что является причиной периодической неполночленности возрастных спектров.

Самоподдержание ценопопуляций в черничнике осуществляется преимущественно за счет вегетативного размножения растений, сопровождающегося в большинстве случаев частичным омоложением дочерних особей. Однако по сравнению с еловым лесом фитоценотические и почвенные условия для этого в черничнике значительно хуже.

Растения большинства ценопопуляций в черничнике дают высокий урожай семян в основном за счет образования большего, чем в еловом лесу, числа генеративных побегов. Низкий урожай семян отмечен лишь в ценопопуляциях *Potentilla aurea* и *Homogyne alpina*, но их самоподдержание обеспечивается активным вегетативным размножением.

В составе черничника зеленомошного присутствуют ценопопуляции всех трех типов. Инвазионной следует считать ценопопуляцию *Rumex carpaticus* Zapal., которая представлена в ценозе имматурными и молодыми вегетативными особями. Генеративные и постгенеративные особи полностью отсутствуют. Большинство ценопопуляций нормального типа. Их самоподдержание осуществляется семенным и вегетативным путями. В состав нормальных входят ценопопуляции с неполночленными и полночленными возрастными спектрами. Среди нормальных ценопопуляций есть такие, которые отсутствуют в еловом лесу. К ним относятся *Festuca picta*, *F. supina*, *Hieracium alpinum*, *Parageum montanum*, *Rhodococcum vitis-idaea*, *Pulsatilla alba* Reichenb., *Helictotrichon versicolor* (Vill.) Pilg., составлявшие на первых этапах формирования черничника группу ценопопуляций инвазионного типа и перешедшие после успешного приживания в ценопопуляции нормального типа. Напротив, у ряда популяций нормального типа после вырубки леса уменьшилась численность и изменился возрастной состав. В данное время они утратили способность к самоподдержанию как семенным, так и вегетативным путями и перешли в ранг ценопопуляций регрессивного типа. К ним относятся *Solidago alpestris* Waldst. et Kit., *Senecio nemorensis*, *Stellaria nemorum* и *Galeobdolon luteum*. На последующих этапах антропогенной смены эти виды либо совсем отсутствуют, либо представлены одиночными экземплярами как реликты прежней растительности.

Общая численность взрослых особей ценопопуляций в сообществе — 1616 экз. на 1 м^2, из которых 900 приходится на *Vaccinium myrtillus*, 268 — *Rhodococcum vitis-idaea*, 234 — *Festuca supina*, 100 — *Homogyne alpina* и 114 особей — на остальные 14 видов.

По сравнению с первичным лесным сообществом запас надземной фитомассы отдельных ценопопуляций изменился. Так, для *Soldanella hungarica* он уменьшился по сравнению с еловым лесом в 10.1, для *Luzula sylvatica* — в 2.6 раза, а у *Vaccinium myrtillus*, напротив, увеличился в 30.8, у *Homogyne alpina* — в 2.6, у *Deschampsia cespitosa* — более чем в 100 раз. Общий запас надземной фитомассы ценопопуляций в черничнике выше фитомассы травяно-кустарничкового яруса елового леса в 12.2 раза. Его основу составляют генеративные особи (57.3 %). Это подчеркивает возросшую роль генеративной группы особей ценопопуляций в связи с новыми экологическими условиями. Фитомасса прегенеративных и постгенеративных особей почти одинаковая — 27.7 и 21.0 %; 87 % общего запаса фитомассы приходится на *Vaccinium myrtillus*.

Белоусник красноовсяницевый представляет собой заключительный этап дигрессивной сукцессии. В данном ценозе была изучена структура ценопопуляций 16 видов растений. Исследования проходили на фоне активных демутационных процессов, возникших после прекращения выпаса и введения режима заповедания в Карпатском государственном заповеднике. До заповедания *Nardus stricta* доминировал в ценозе, составляя 70—80 % от общего проектив-

ного покрытия. От 1 до 5 % покрытия каждого вида приходилось на *Vaccinium myrtillus*, *Festuca rubra*, *Anthoxanthum alpinum*, *Deschampsia cespitosa*, *Potentilla aurea*, *Parageum montanum*. Участие остальных видов не превышало 1 %. Структура травостоя была трехъярусной. На третий год заповедания *Nardus stricta* и *Festuca rubra* уже занимали в ценозе положение кондоминантов. На их долю приходилось по 30 % от общего проективного покрытия, которое составляло 80—85 %. По 1—5 % проективного покрытия приходилось на виды *Anthoxanthum alpinum*, *Agrostis tenuis*, *Deschampsia cespitosa*, *Potentilla aurea*, *Homogyne alpina*, *Soldanella hungarica*, *Vaccinium myrtillus*, *Scorzonera rosea* Waldst. et Kit. Все ценопопуляции, принимающие участие в структуре белоусника красноовсяницевого, оказались нормальными. У большинства из них вегетативное возобновление преобладает над генеративным. Незначительное генеративное возобновление или его отсутствие препятствуют глубокому омоложению ценопопуляций и являются причиной их неустойчивого положения в ценозе. Семенная продуктивность у отдельных видов значительно колеблется по годам. В некоторых случаях эти изменения объясняются погодными условиями (поздняя весна, низкие температуры в начале вегетации, а иногда и выпадение снега).

В связи с проходящими в сообществе демутационными процессами многие ценопопуляции сукцессивные, в них идут однонаправленные изменения численности и возрастного состава. Относительно стабильными по этим признакам на данном этапе развития сообщества являются лишь ценопопуляции *Soldanella hungarica*, *Homogyne alpina*, *Deschampsia cespitosa*, *Luzula luzuloides*.

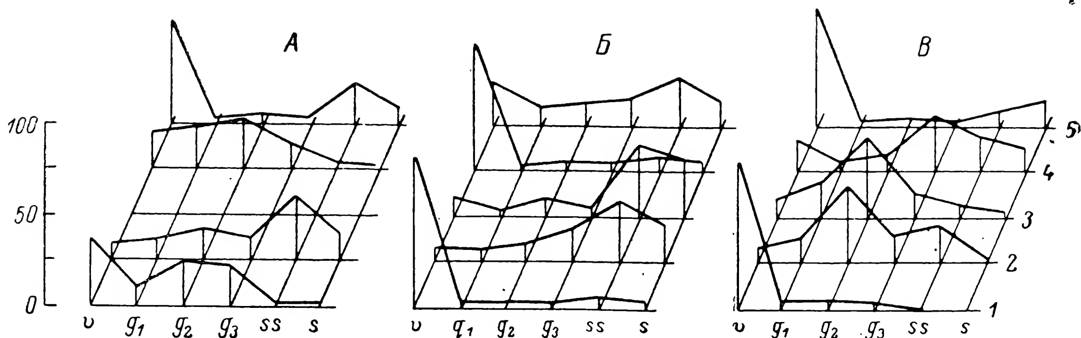
Общая численность взрослых особей ценопопуляций в сообществе — 1940 экз. на 1 м^2, из которых 70 % приходится на рыхлокустовые злаки, 6.4 — на дерновинные, 2.1 — кустарнички и остальные 21.5 — на разнотравье, среди которого наиболее многочисленны *Homogyne alpina* и *Potentilla aurea*.

По сравнению с черничником зеленомошным здесь резко возросла численность *Festuca rubra*, *Nardus stricta*, *Anthoxanthum alpinum* и *Potentilla aurea*. Более чем в 20 раз уменьшилась численность ценопопуляции *Vaccinium myrtillus*, достигли минимальной численности *Soldanella hungarica* и *Luzula sylvatica*. По сравнению с ельником черничным общая численность взрослых особей ценопопуляций сообщества возросла в 5.5, с черничником зеленомошным — в 1.2 раза.

Общий запас надземной фитомассы ценоза — 520 г на 1 м^2, что почти в 2 раза ниже, чем в черничнике, но в 4.7 раза выше, чем в ельнике черничном.

Обсуждение результатов

Вызванные антропогенными факторами дигрессивные смены первичных лесных фитоценозов сопровождаются глубокими изменениями структурно-функциональной организации травяно-кустарничкового яруса, ценопопуляционной структуры его компонентов. Изменяются видовой состав яруса, запас фитомассы, численность и возрастной состав отдельных ценопопуляций и их функциональная роль. Изменение условий местообитания, в первую очередь освещения, влажности и плотности почвы, а также постоянное стравливание и уничтожение пополнения являются причиной выпадения из травостоя лесных видов, особенно высокотравных. Из 70 видов травяно-кустарничкового яруса первичного елового леса на стадии черничника зеленомошного встречаются лишь 18—20 лесных видов. Сразу же выпадают из травостоя такие виды, как *Streptopus amplexifolius* (L.) D. C., *Doronicum austriacum* Jacq., *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit., *Adenostyles alliariae*, *Cicerbita alpina* (L.) Wallr., *Myosotis sylvatica* (Ehrh.) Hoffm., *Senecio nemorensis*, *S. subalpinus* Koch и большинство папоротников. Из папоротников в черничнике иногда сохраняются, и то вдоль опушки леса, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott., *Athyrium felix-femina* (L.) Roth., *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub. К новым экологическим условиям успешно приспосабливаются лесные синузии Vaccinium myrtillus и Rhodococcum vitis-idaea с такими представителями лесной флоры, как *Oxalis acetosella*, *Anemonoides nemorosa*; синузии разнотравья с *Soldanella hungarica*, *Homogyne alpina*, *Luzula sylvatica*; моховые синузии с *Hylocomium splendens*, *Polytrichum formosum*,



Возрастные спектры ценопопуляций растений в сообществах бореального эколого-генетического ряда.

А — ельник черничный, *Б* — черничник зеленомошный, *В* — белоусник красноовсяницевый; *v* — виргинильные особи; g_1, g_2, g_3 — молодые, средневозрастные и старые генеративные; *ss* — субсенильные; *s* — сенильные. *1* — *Homogyne alpina*, *2* — *Luzula sylvatica*, *3* — *Nardus stricta*, *4* — *Soldanella hungarica*, *5* — *Vaccinium myrtillus*. *По оси ординат* — численность фитоценотических единиц, %.

Pleurozium schreberi, *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. Дальнейший ход дигрессии характеризуется интенсивным внедрением плотнодерновинных злаков — *Nardus stricta*, *Festuca supina*, *F. rubra*, *Deschampsia cespitosa* — и развитием дернового почвообразовательного процесса. Задернение почвы является главной причиной выпадения корневищных и рыхлокустовых растений, в том числе *Vaccinium myrtillus* и *Rhodococcum vitis-idaea*. На конечной стадии дигрессии полностью отсутствуют в травостое лесные высокотравные виды и папоротники. Особо сильного развития достигают плотнодерновинные злаки, при этом общее проективное покрытие травостоя увеличивается до 95—100 %. В условиях плотного задернения видовой состав обедняется до 18—20 видов.

По мере усиления антропогенной нагрузки резко возрастает общая численность особей популяций пасторальных видов. В условиях сильного затенения и преимущества в лесу корневищных растений общая численность особей значительно ниже, чем на последующих стадиях дигрессии. В отдельные годы она колеблется от 270 до 390 экз. на 1 м^2. Из общей численности счетных единиц на долю *Oxalis acetosella* приходится 43—48, *Vaccinium myrtillus* — 5—6 %. В процессе дигрессии травяного покрова происходят изменения количественных соотношений. В черничнике общая численность особей всех ценопопуляций достигает 1616 экз. на 1 м^2. Возрастание численности особей идет преимущественно за счет ценопопуляций рыхло- и плотнодерновинных злаков — *Festuca rubra*, *F. picta*, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum alpinum*, а также некоторых видов разнотравья, проникающих в ценоз в результате выпаса скота. На заключительной стадии дигрессии численность особей ценопопуляций рыхло- и плотнодерновинных злаков продолжает возрастать. В белоуснике красноовсяницевом общая плотность ценопопуляций увеличивается до 1940 экз. на 1 м^2, что в 1.2 раза выше, чем в черничнике, и в 6 раз — чем в еловом лесу. Перестройка структуры здесь направлена в сторону уменьшения численности лесных видов. Доля *Vaccinium myrtillus* составляет лишь 0.1 %. Большинство же лесных видов полностью выпадает из травостоя.

На всех стадиях дигрессии изменяются численность и возрастной состав отдельных ценопопуляций (см. рисунок), соотношение вегетативного и генеративного размножения. Возрастной спектр популяции *Homogyne alpina* в еловом лесу характеризуется нормальным распределением особей по возрастным группам и двумя максимумами, которые составляют виргинильные и средневозрастные генеративные особи. Генеративное размножение здесь затруднено, и самоподдержание происходит только вегетативным путем, который приводит к доминированию в возрастном спектре особей виргинильной группы. В черничнике в возрастном составе ценопопуляции преобладают виргинильные особи. Ценопопуляция здесь нормальная молодая полночленная. В белоуснике возрастной спектр ценопопуляции неполночленный из-за отсутствия субсенильных и сенильных особей. Максимум особей здесь также приходится на вирги-

нильную группу, которая постоянно пополняется за счет омоложенного вегетативного потомства генеративных особей, вегетативного омоложенного потомства виргинильной группы и взросления имматурных растений. Возрастает роль генеративного пополнения. Максимальная численность всходов наблюдается в августе. Более высокая численность ювенильных растений по сравнению со всходами объясняется большей длительностью ювенильной стадии онтогенеза.

Luzula sylvatica на всех стадиях дигрессии представлена нормальными ценопопуляциями. В еловом лесу ценопопуляция нормальная старая полночленная с абсолютным максимумом в возрастном спектре, приходящимся на субсенильные особи (см. рисунок). Пополнение ценопопуляции особями происходит активно как вегетативным, так и генеративным путями. В производных сообществах ввиду резкого усиления действия неблагоприятных экологических факторов уменьшается вегетативная подвижность особей, в отдельные годы полностью отмирают генеративные побеги. Это приводит к значительному снижению вегетативного размножения и перерывам в поступлении семян в почву. В черничнике ценопопуляция остается нормальной полночленной старой с преобладанием состарившихся особей, однако в белоуснике наблюдается изменение возрастного состава. Абсолютный максимум в возрастном спектре смещается на группу средневозрастных генеративных особей. Происходит так называемое ложное омоложение ценопопуляции, так как при этом уменьшается ее численность и снижается жизненное состояние. Ценопопуляция приобретает вид нормальной полночленной зрелой. Ее пополнение осуществляется преимущественно за счет неглубокого омоложения особей вегетативного происхождения.

Перестройка структуры ценопопуляции *Nardus stricta* в связи с антропогенным влиянием происходит следующим образом: в первичном еловом лесу она неполночленная инвазионная, а на скотопрогонных дорогах — стареющая регрессивная. Ввиду нежизнеспособности семян генеративных особей в стареющей ценопопуляции, раннего отмирания подроста из семян, занесенных извне, отсутствия вегетативного омоложения лесная ценопопуляция *N. stricta* находится в условиях экологического пессимума и не способна поддерживать стабильное состояние в сообществе. В черничнике она нормальная старая полночленная (см. рисунок). На заключительной стадии дигрессии *N. stricta* представлен нормальной зрелой полночленной ценопопуляцией. Стабильная часть ее возрастного спектра характеризуется одновершинной кривой с максимумом, приходящимся на группу средневозрастных генеративных особей. Генеративное размножение регулярное. Пополнение популяции осуществляется как вегетативным, так и генеративным путями. В динамике семенного возобновления имеет место июльский максимум. Депрессия генеративного возобновления начинается со второй половины лета и достигает максимума в январе. Отмирание семенного подроста компенсируется массовым вегетативным возобновлением осенью.

В еловом лесу возрастной спектр ценопопуляции *Soldanella hungarica* полночленный нормального типа с максимумом, образуемым средневозрастными генеративными особями, что свидетельствует об ее экологическом оптимуме в этом сообществе. Урожай семян высокий и стабильный, обеспечивающий интенсивное семенное пополнение. Вегетативное размножение наблюдается начиная с молодых генеративных особей. Вегетативное омоложение ценопопуляции отсутствует. Изменение условий, наступающих в результате большего освещения и выпаса, отражается на характере возрастного спектра ценопопуляции. В черничнике зеленомошном максимум в возрастном спектре составляет группа виргинильных особей (см. рисунок). Значительно снижается численность группы генеративных особей. В белоуснике возрастной спектр снова изменяется. Максимум здесь уже образует группа старых генеративных особей, наблюдается интенсивное вегетативное размножение средневозрастных и старых генеративных растений. Генеративное размножение заторможено. Преобладание в возрастном спектре старых генеративных и значительное участие субсенильных и сенильных особей указывает на старение ценопопуляции в белоуснике.

Vaccinium myrtillus в первичном еловом лесу представлен молодой полночленной ценопопуляцией с максимумом в возрастном спектре, приходящимся

на группу виргинильных особей. Самоподдержание происходит преимущественно вегетативным путем, генеративных особей мало. В черничнике численность особей возрастает в 50 раз, перестройка возрастного спектра направлена в сторону увеличения генеративных особей. Ценопопуляция приобретает характер нормальной старой полночленной. Возрастают семенная продуктивность и урожай семян, а также семенное возобновление. На заключительной стадии дигрессии максимум в возрастном спектре опять перемещается на виргинильную группу особей (см. рисунок), численность генеративных особей снижается в связи с периодическим сенокошением. Также снижается и общая численность ценопопуляции.

Реакции ценопопуляций на изменение в процессе антропогенных смен фитоценотических условий проявляются не только в сменах возрастных спектров и способах размножения, но и в уровнях жизненности особей разных возрастных групп, поливариантности онтогенеза, феноритмах, морфологическом строении, хромосомных мутациях и т. д. («Дигрессия биогеоценотического покрова . . .», 1984). Как показали исследования Г. Г. Жиляева (1981) и А. С. Климишина (1982), конкретные эколого-фитоценотические условия в ряду смен леса луговыми ценозами изменяют как длительность отдельных возрастных состояний и периодов, так и весь ход онтогенеза. При этом реализуются разные варианты онтогенеза, которые можно рассматривать как механизмы, регулирующие состав и численность ценопопуляций в трансформированных условиях среды. Разнообразие форм развития особей в онтогенезе имеет адаптивное значение, определяющее стабильность ценопопуляций при колебаниях внешних факторов. Ускорение, замедление или любая другая перестройка онтогенеза, наступающие под влиянием измененных условий среды и сопровождающиеся повышением или снижением жизненности особей на отдельных его этапах, следует считать приспособительными реакциями, позволяющими ценопопуляциям длительное время существовать в ценозе, а большинству видов — удерживать занятые ниши при резком изменении окружающих условий.

ЛИТЕРАТУРА

Голубець М. А., Малиновський К. А. Основні структурно-функціональні особливості екосистем. — В кн.: Біологічна продуктивність смерекових лісів Карпат. Київ: Наук. думка, 1975, с. 214—223. — *Дигрессия* биогеоценотического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре / Под общ. ред. К. А. Малиновского. Киев: Наук. думка, 1984. 208 с. — *Жиляев Г. Г.* Ценопопуляции травянистых многолетников в первичных и вторичных биогеоценозах Черногоры: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Днепропетровск, 1981. 26 с. — *Жиляєв Г. Г., Климишин О. С.* Насінне розмноження рослин у первинних і вторинних угрупованнях Українських Карпат. — Укр. бот. журн., 1979, т. 36, № 3, с. 219—224. — *Климишин А. С.* Изменение основных параметров ценопопуляций *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin во временном ряду дигрессивной сукцессии. — В кн.: Биология, экология и взаимоотношения популяций растений. М.: Наука, 1982, с. 128—133. — *Малиновський К. А.* Біловусові пасовища субальпійського поясу Українських Карпат. Київ: Вид-во АН УРСР, 1959. 204 с. — *Малиновський К. А.* Формація біловуса стиснутого. — В кн.: Біологічна продуктивність лучних біогеоценозів субальпійського поясу Карпат. Київ: Наук. думка, 1974, с. 20—81. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. — Пробл. бот., 1950а, вып. 1, с. 465—483. — *Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1950б, т. 55, вып. 2, с. 43—47. — *Работнов Т. А.* Некоторые данные по экспериментальному изучению сингенеза на лугах. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 69, вып. 3, с. 63—75. — *Работнов Т. А.* Определение возрастного состава популяций видов в сообществе. — В кн.: Полевая геоботаника, М.; Л.: Наука, 1964, т. 3, с. 132—145. — *Смирнова О. В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 72—80. — *Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д.* Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 14—43. — *Царик И. В.* Накопление и разложение подстилки в биогеоценозах субальпийского пояса Карпат: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Днепропетровск, 1977. 28 с.

Львовское отделение
Института ботаники им. Н. Г. Холодного
АН УССР

Получено 5 IV 1985.

SUMMARY

The main characters have been studied in the three community coenopopulations of the boreal ecologo-genetical series at the border of upper forest and subalpine belts in Chernogor (Ukrainian Karpathians). These are Piceetum myrtillosum (18 populations), Piceetum myrtillosum-hylocomiosum (15 populations) and Nardetum (16 populations). It has been established, that in the course of digression, floristic saturation of coenoses is reduced, whereas the number of incomplete populations is increased. The number of the latter as well as their age composition, mass, proportion of vegetative and generative reproduction are changed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.3 : 576.3

И. М. Кравкина, Е. А. Мирославов

АНАТОМИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОК НАДВОДНЫХ И ПОДВОДНЫХ ЛИСТЬЕВ *HYGROPHILA POLYSPERMA* (*ACANTHACEAE*)

I. M. KRAVKINA, E. A. MIROSLAVOV.
ANATOMY AND ULTRASTRUCTURE OF THE CELLS IN AERIAL AND SUBMERGED *HYGROPHILA POLYSPERMA* (*ACANTHACEAE*) LEAVES

Обнаружено, что различия в структуре хлоропластов клеток палисадной паренхимы надводных и подводных листьев *Hygrophila polysperma* незначительны. Проведена математическая обработка материала. Показано, что числа хлоропластов и митохондрий на срезе одной клетки палисадной паренхимы у надводного и подводного листьев очень близки; число же пероксисом в клетках палисадной паренхимы надводного листа в 1.6 раза выше, чем в соответствующих клетках подводного листа. Обсуждается адаптивное значение изученных клеточных структур.

Анатомия листа водных растений изучена фрагментарно на небольшом числе объектов (Schenck, 1884; Anrber, 1920; Sayeedud-din, 1940—1941; Трон, 1959; Sculthorpe, 1967; Ogden, 1974). Ограничены и сведения, касающиеся субмикроскопического строения клеток их листьев. При этом все известные нам исследования, в которых дается общая характеристика ультраструктуры клеток водных растений (Buvat, 1958; Falk, Sitte, 1963; Jagels, 1973; Doohan, Newcomb, 1976; Barnabas e. a., 1977; Pendland, 1979; Valanne e. a., 1982), выполнены без морфометрической обработки. Количественные данные приводятся лишь при изучении пластид (Зауралова, 1980; Березина, Лаверычева, 1983; Горышина, Зауралова-Пепеляева, 1983; Милашвили, 1983). Вместе с тем морфометрический анализ в таких работах важен, так как он позволяет точнее определить особенности строения клеток, возникшие в результате адаптации растений к тем или иным условиям среды.

В настоящей работе проведено сравнительное изучение ультраструктуры клеток эпидермы и мезофилла надводных и подводных листьев с применением морфометрического метода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования были растения *Hygrophila polysperma* T. Anders из оранжереи Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Для фиксации брали зрелые, расположенные рядом листья, один из которых развивался под водой на глубине примерно 1 см от поверхности воды, а другой — над поверхностью воды. Кусочки вырезали из средней трети листовой пластинки между краем листа и центральной жилкой. Материал фиксировали по обычной методике растворами глутарового альдегида и четырехокиси осмия на какодилатном буфере с последующей заливкой в эпон. Срезы изготовляли на ультратоме Ultracut. Исследование материала и съемку проводили на электронном микроскопе Hitachi-600. Площадь клеток измеряли с помощью палетки с шагом в 1 см на фотографиях продольных срезов клеток, затем после пересчета определяли фактические размеры клеток.

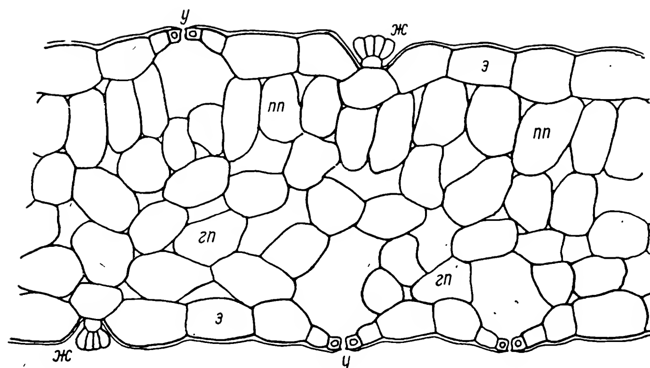


Рис. 1. Поперечный разрез надводного листа *Hygrophila polysperma.*
гп — губчатая паренхима, *ж* — железка, *пп* — палисадная паренхима, *у* — устьице, *э* — эпидерма.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анатомия листа

Надводные и подводные листья не различаются по своему анатомическому строению. Листовая пластинка у обоих типов листьев имеет дорсовентральный тип строения (рис. 1). Эпидерма однослойная, с адаксиальной стороны основные эпидермальные клетки почти изодиаметрические, их антиклинальные стенки несколько волнистые (рис. 2). С абаксиальной стороны основные клетки эпидермы более вытянуты, чем с адаксиальной, антиклинальные стенки волнистые. Устьица располагаются на обеих сторонах листа. Две побочные клетки окружают устьице, причем их смежные стенки перпендикулярны длинной оси устьица (диацитный тип). Трихомы представлены железистыми, по-видимому, слизевыми волосками, состоящими из многоклеточной головки и одноклеточной ножки, находятся с обеих сторон листовой пластинки (рис. 1). В эпидерме наблюдаются большие (в 5 раз крупнее основных эпидермальных клеток), сильно вытянутые клетки — идиобласты (рис. 2). Мезофилл слабо дифференцирован на палисадную и губчатую паренхимы. Палисадная паренхима состоит из одного слоя клеток, размеры которых у надводных и подводных листьев практически одинаковы (табл. 1). Губчатая паренхима представлена тремя слоями клеток.

Ультраструктура клеток листа

Надводный лист

Эпидерма. Толщина наружной клеточной стенки с адаксиальной стороны составляет 1.0—1.2 мкм. С абаксиальной стороны стенка несколько тоньше. Кутикула с обеих сторон листа очень тонкая (0.04—0.05 мкм), электронно-прозрачная (табл. I, *1*). В ней наблюдается разветвленная сеть дендритов ретикулярного типа (табл. I, *2*).

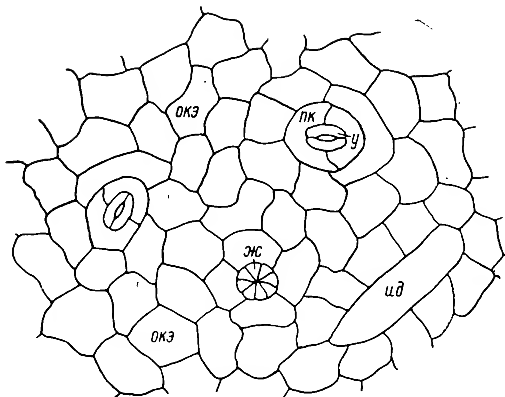
ТАБЛИЦА 1

Количественные признаки структуры клеток палисадной паренхимы

Лист	Площадь среза одной клетки, мкм²	Пероксисомы			Митохондрии			Хлоропласты		
		число на срез одной клетки	число на 100 мкм²	площадь, мкм²	число на срез одной клетки	число на 100 мкм²	площадь, мкм²	число на срез одной клетки	число на 100 мкм²	площадь, мкм²
Надводный	337.42 ± ±12.50	2.70 ± ±0.28	0.81 ± ±0.05	0.44 ± ±0.05	7.00 ± ±0.43	2.26 ± ±0.22	0.46 ± ±0.05	6.90 ± ±0.24	2.05 ± ±0.68	14.53 ± ±0.96
Подводный	368.24 ± ±15.19	1.66 ± ±0.15	0.39 ± ±0.06	0.36 ± ±0.04	6.52 ± ±0.24	1.88 ± ±0.15	0.37 ± ±0.03	7.00 ± ±0.18	1.77 ± ±0.11	15.17 ± ±1.12

Рис. 2. Участок эпидермы надводного листа *Hygrophila polysperma* в плане (адаксиальная сторона).

ид — идиобласт, *окэ* — основная клетка эпидермы, *пк* — побочная клетка; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.



Клетки сильно вакуолизированы. Цитоплазма наиболее насыщена органеллами в непосредственной близости от ядра. Ядро вытянутое (табл. I, *3*) или округлое, слаболопастное. Чаще оно располагается у внутренней стенки эпидермы, но его можно также наблюдать и у антиклинальных стенок. Хроматин в диффузной форме. В ядрышке преобладает фибриллярный компонент. Пластидный аппарат представлен мелкими лейкопластами. В их центральной части наблюдается осмиофильное гомогенное включение округлой формы с очень тонким уплотненным периферическим слоем (табл. I, *3*), заполняющее бóльшую часть объема лейкопласта. Строма пластид осмиофильная, в ней видны мелкие крахмальные зерна и элементы периферического ретикулума. Митохондрии округлой и вытянутой форм распределены по всему объему цитоплазмы, иногда встречаются их скопления. Кристы большинства митохондрий значительно расширены, матрикс плотный (табл. I, *4*). Наблюдаются также митохондрии с узкими кристами и рыхлым просветленным матриксом. Пероксисомы округлые и вытянутые, матрикс их плотный (табл. I, *4*), встречаются они крайне редко. Аппарат Гольджи развит слабо. Диктиосомы состоят из 4 цистерн с мелкими пузырьками, заполненными зернистым содержимым. Цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума короткие и протяженные, иногда несколько расширенные. Рибосомы сгруппированы в полисомы. Вакуоль эпидермальных клеток адаксиальной стороны имеет рыхлое хлопьевидное осмиофильное содержимое; около тонопласта располагаются отдельные осмиофильные образования округлой формы, размеры которых колеблются в широких пределах — от точечного до равного диаметру митохондрии. С абаксиальной стороны вдоль тонопласта также встречаются редкие осмиофильные образования округлой формы. В инвагинациях плазмалеммы нередко обнаруживаются ломасомы.

П а л и с а д н а я п а р е н х и м а. Ядра слаболопастные, хроматин в диффузной форме. В периферической зоне ядра наблюдаются перихроматиновые гранулы. Хлоропласты располагаются по периферии клетки. Число хлоропластов на срезе одной клетки составляет 6.90 ± 0.24 (см. табл. 1). Тилакоидная система хлоропластов развита хорошо. Граны насчитывают от 2 до 14 тилакоидов, межгранных тилакоидов довольно много. Крахмальные зерна некрупные, число их варьирует от 1 до 6 на срез хлоропласта. Пластоглобулы мелкие, их центральная часть имеет электронно-плотное содержимое звездчатой формы (табл. I, *5*). Число пластоглобул варьирует, они довольно равномерно распределены по всему объему хлоропластов, часто их плотность почти не отличается от плотности стромы хлоропласта. Митохондрии округлые, вытянутые, иногда с перетяжками. На срез одной клетки приходится 7.00 ± 0.43 митохондрий (см. табл. 1). Размеры митохондрий меняются в широких пределах. Митохондрии двух типов: 1) с расширенными кристами и плотным матриксом, 2) узкими кристами и просветленным матриксом (табл. II, *3*). Пероксисомы обычно не крупнее митохондрий (см. табл. 1), и встречаются они гораздо реже последних. Наблюдаются пероксисомы необычной формы с сильно вытянутым узким отростком (табл. II, *2*). Матрикс пероксисом мелкозернистый, его электронная плотность варьирует. Митохондрии и пероксисомы довольно часто образуют большие скопления. Аппарат Гольджи развит слабо (3 диктиосомы на 30 срезов клеток). Диктиосомы состоят в основном из 4 цистерн с небольшим числом пузырьков. Гранулярный эндоплазматический ретикулум представлен узкими

короткими цистернами. Рибосомы сгруппированы в полисомы. Наряду с большим числом мелких светлых липидных капель наблюдаются очень крупные светлые капли, диаметр которых может превышать длину короткой оси хлоропласта (табл. II, *1*). Все липидные капли имеют узкий осмиофильный периферический слой, у мелких капель он более плотный. Встречаются также мелкие полностью осмиофильные капли.

Губчатая паренхима. В клетках губчатой паренхимы число органелл на единицу площади среза значительно меньше, чем в клетках палисадной паренхимы. Ядро вытянутое, хроматин диффузный и конденсированный. Хлоропласты крупнее, чем в клетках палисадной паренхимы. Тилакоидная система развита так же, как в палисаде, крахмальные зерна крупные (табл. III, *1*). Встречаются хлоропласты с плотной стромой. Митохондрии одного типа — с несколько расширенными кристами. Матрикс их просветленный, в нем наблюдаются рибосомы и нити ДНК. Пероксисомы почти не отличаются по размерам от митохондрий, округлые. Матрикс их плотный, мелкозернистый, в нем обнаруживаются мелкие низкоконтрастные трубчатые структуры. Рибосомы как свободные, так и сгруппированные в полисомы. Мелкие темные и светлые липидные капли довольно многочисленны.



Подводный лист

Структура клеток эпидермы, палисадной и губчатой паренхимы подводных листьев сходна в целом со структурой соответствующих клеток надводных листьев. Число и величина хлоропластов и митохондрий в клетках палисадной паренхимы практически одинаковы (см. табл. 1). В численности пероксисом обнаруживаются резкие различия. У подводных листьев, во-первых, на срез клетки пероксисом гораздо меньше и, во-вторых, они мельче (табл. 1). Более того, общая площадь, занимаемая пероксисомами в клетке подводного листа, в 2 раза меньше, чем в клетках надводного (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Количественные соотношения пероксисом в надводных и подводных листьях

Показатель	Надводный лист	Подводный лист	Отношение надводного к подводному
На 100 мкм^2 площади среза клетки	0.81±0.05	0.39±0.06	2.07
На срез одной клетки	2.70±0.28	1.66±0.15	1.62
На один хлоропласт	0.39	0.22	1.77
По суммарной площади пероксисом в клетке	1.18±0.17	0.59±0.12	2.00

Существенная разница выявляется и в соотношении численности пероксисом и хлоропластов. В расчете на один хлоропласт у подводных листьев пероксисом в 1.77 раза меньше (см. табл. 2). Некоторые различия проявляются в структуре хлоропластов клеток палисадной паренхимы. Крахмальные зерна хлоропластов подводных листьев обычно крупнее, чем надводных, и занимают основной объем пластид. Кроме пластоглобул с электронно-прозрачным и электронно-плотным содержимым звездчатой формы, в них наблюдаются мелкие осмиофильные пластоглобулы (табл. III, *2*). Следует также отметить, что в хлоропластах многих клеток субэпидермального слоя губчатой паренхимы подводных листьев встречается гипертрофированный периферический ретикулум (табл. III, *3*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, в анатомическом строении надводных и подводных листьев *Hygrophila polysperma* различия не обнаружены. Хлоропласты как у надводных, так и у подводных листьев сосредоточены в клетках мезофилла; в клетках эпидермы пластидный аппарат представлен отдельными мелкими лейкопластами. При исследовании 9 видов гетерофильных гидрофитов (*Callitriche verna*, *Pota-*

mogeton nodosus, *Nuphar lutea*, *Hippuris vulgaris*, *Batrachium dichotomum*, *Myriophyllum verticillatum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sium latifolium*, *Stratiotes aloides*) было показано, что основное число хлоропластов у подводных листьев содержится в эпидерме и первом слое мезофилла (Зауралова, 1980; Горышина, Зауралова-Пепеляева, 1983; Милашвили, Гамалей, 1985). По мнению этих авторов, такое распределение хлоропластов обусловлено высоким сопротивлением водной среды диффузии CO_2 в ассимилирующие органы. Однако растения, испытывающие лишь периодические затопления, сохраняют «воздушную» структуру листа (Горышина, Зауралова-Пепеляева, 1983). По-видимому, последнее можно отнести и к структуре листьев представителей рода *Hygrophila*. Детальное исследование ультраструктуры листьев *H. polysperma* позволило обнаружить в хлоропластах клеток губчатой паренхимы многих исследованных надводных и подводных листьев сильно развитый периферический ретикулум. По данным M. E. и R. F. M. Steveninck (1980), хлоропласты нижней эпидермы и субэпидермального слоя клеток мезофилла листа *Nymphoides indica* имеют хорошо развитый периферический ретикулум. То же наблюдается и в хлоропластах эпидермы и мезофилла *Myriophyllum spicatum* (Lunney e. a., 1975). Функцию периферического ретикулума часто связывают с усилением транспорта метаболитов между хлоропластом и цитоплазмой (Laetsch, 1968; Gracen e. a., 1972; Chapman e. a., 1975; Whatley, 1975). По-видимому, лабильность периферического ретикулума в хлоропластах клеток губчатой паренхимы подводных листьев исследованного вида обусловливается влиянием водной среды, газовый состав которой может меняться.

Как показали наши исследования, число митохондрий на срез клетки мезофилла и на единицу площади ее среза у надводных и подводных листьев представителя рода *Hygrophila* различается незначительно. Это коррелирует с результатами M. E. Salvucci и G. Bowes (1982), согласно которым интенсивность темнового дыхания воздушных и погруженных листьев видов рода *Myriophyllum* сходна.

Преобладание числа пероксисом в клетках палисадной паренхимы надводного листа над их числом в соответствующих клетках подводного листа увязывается с данными физиологов, согласно которым интенсивность фотодыхания подводных листьев ниже, чем надводных (Søndergaard, Wetzel, 1980). Это дает основание говорить об адаптивной роли пероксисом у водных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Березина Н. В., *Лаверычева И. Г.* Ультраструктура хлоропластов некоторых водных растений. — Тез. докл. V Всес. симп. по ультраструктуре растений. Кишинев: Штиинца, 1983, с. 39—40. — *Горышина Т. К.*, *Зауралова-Пепеляева Н. О.* О пластидном аппарате в листьях водных и прибрежных растений. — Экология, 1983, № 5, с. 25—33. — *Зауралова Н. О.* Ассимиляционный аппарат некоторых видов пресноводных растений. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 10, с. 1439—1446. — *Милашвили Т. Р.* Варьирование структуры пластид в тканях листа *Batrachium peltatum*. — Тез. докл. V Всес. симп. по ультраструктуре растений. Кишинев: Штиинца, 1983, с. 104—105. — *Милашвили Т. Р.*, *Гамалей Ю. В.* Особенности пластидного аппарата подводного и надводного листьев двух видов водного лютика. — Цитология, 1985, т. 27, № 5, с. 511—517. — *Трон Е. Ж.* Переходные анатомические структуры в листьях *Hippuris vulgaris* L. I. Переход от водных листьев к воздушным. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 5, с. 591—603. — *Arber A.* Water plants. A study of aquatic angiosperms. Cambridge: Univ. Press, 1920. 436 p. — *Barnabas A. D.*, *Butler V.*, *Steinke T. D.* *Zostera capensis* Setchell. I. Observations on the fine structure of the leaf epidermis. — Z. Pflanzenphysiol., 1977, vol. 85, N 5, p. 417—427. — *Buvat R.* Recherches sur les infrastructures du cytoplasme, dans les cellules du méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'*Elodea*. — Ann. Sci. Nat. Bot., 1958, vol. 19, N 1, p. 121—161. — *Chapman E. A.*, *Bain J. M.*, *Gove D. W.* Mitochondria and chloroplast peripheral reticulum in the C_4 plants *Amaranthus edulis* and *Atriplex spongiosa*. — Austral. J. Plant Physiol., 1975, vol. 2, N 2, p. 207—223. — *Doohan M. E.*, *Newcomb E. H.* Leaf ultrastructure and $\delta\,^{13}C$ values of three seagrasses from the Great Barrier Reef. — Austral. J. Plant Physiol., 1976, vol. 3, N 1, p. 9—23. — *Falk H.*, *Sitte P.* Zellfeinbau bei Plasmolyse. I. Der Feinbau der *Elodea blattzellen*. — Protoplasma, 1963, vol. 57, N 1—4, p. 290—303. — *Gracen V. E.*, *Hilliard Jr.*, *J. H.*, *Brown R. H.*, *West S. H.* Peripheral reticulum in chloroplasts of plants differing in CO_2 fixation pathway and photorespiration. — Planta, 1972, vol. 107, N 3, p. 189—204. — *Jagels R.* Studies of a marine grass, *Thallasia tertudinum*. I. Ultrastructure of the osmoregulatory leaf cells. — Amer. J. Bot., 1973, vol. 60, N 10, p. 1003—1009. — *Laetsch W. M.* Chloroplast specialization in dicotyledons possessing the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthetic CO_2 fixation. — Amer. J. Bot., 1968, vol. 55, N 8, p. 875—883. — *Lunney C. A.*, *Davis G. J.*, *Jones M. N.* Unusual structures associated

with peripheral reticulum in chloroplasts of *Myriophyllum spicatum* L. — J. Ultrastr. Res. 1975, vol. 50, N 2, p. 293—296. — *Ogden E. C.* Anatomical patterns of some aquatic vascular plants of New York. — Bul. 424, N. Y. State Museum and Science Service, Albany, N. Y., 1974. 133 p. — *Pendland J.* Ultrastructural characteristics of *Hydrilla* leaf tissue. — Tissue and Cell, 1979, vol. 11, N 1, p. 79—88. — *Salvucci M. E., Bowes G.* Photosynthetic and photorespiratory responses of the aerial and submerged leaves of *Myriophyllum brasiliense*. — Aquat. Bot., 1982, vol. 13, N 2, p. 147—164. — *Sayeedud-din M.* Some common indian herbs with notes on their anatomical characters. II. *Herpestis monniera* H. B. a K. — J. Bomb. Nat. Hist. Soc., 1940—1941, vol. 41, N 2, p. 321—323. — *Schenck H.* Ueber Structuränderung submers vegetirender Landpflanzen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1884, Bd 2, N 14, S. 481—486. — *Sculthorpe C. D.* The biology of aquatic vascular plants. London, 1967. 610 p. — *Søndergaard M., Wetzel R. G.* Photorespiration and internal recycling of CO_2 in the submersed angiosperm *Scirpus subterminalis*. — Can. J. Bot., 1980, vol. 58, N 6, p. 591—598. — *Steveninck M. E., van, Steveninck R. F. M., van.* Plastids with densely staining thylakoid contents in *Nymphoides indica*. I. Plastid development. II. Characterization of stainable substance. — Protoplasma, 1980, vol. 103, N 4, p. 333—369. — *Valanne N., Aro E.-M., Rintamäki E.* Leaf and chloroplast structure of two aquatic *Ranunculus* species. — Aquat. Bot., 1982, vol. 12, N 1, p. 13—22. — *Whatley J. N.* The occurrence of a peripheral reticulum in plastids of the gymnosperm, *Welwitschia mirabilis*. — New Phytol., 1975, vol. 74, N 2, p. 215—220.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 V 1985.

УДК 581.331.2 : 576.314 : 582.471 Бот. журн., т. 71, № 7

Т. Д. Сурова, З. И. Гумбатов

УЛЬТРАСТРУКТУРА ОБОЛОЧКИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН КАВКАЗСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *TAXUS BACCATA* (*TAXACEAE*)

T. D. SUROVA, Z. I. GUMBATOV, THE POLLEN WALL ULTRASTRUCTURE OF THE CAUCASIAN MEMBERS OF *TAXUS BACCATA* (*TAXACEAE*)

Проведено электронно-микроскопическое изучение строения оболочки пыльцевых зерен *Taxus baccata* var. *caucasica* из двух различных местообитаний в Азербайджане. Обнаруженные различия в строении экзины у особей, произрастающих на территории заповедника Гек-Гёль и в Талыше, свидетельствуют о неоднородности кавказских представителей *Taxus baccata*.

Ультраструктура спородермы представителей сем. *Taxaceae* была исследована при помощи трансмиссионного электронного микроскопа J. Ueno (1959, 1960), а также Н. Р. Мейер (1977). Эти авторы указывают, что оболочка пыльцы тисса состоит из экзины, интины, перины. Экзина тисса, по данным этих авторов, образована ламеллятной эндэкзиной, характерной для большинства голосеменных, и тонкой эктэкзиной, рельеф которой составляют сферические тела типа гранул. Мейер (1977) обнаружила, что местами эндэкзина отходит от эктэкзины, формируя небольшие полости, заполненные электронно-плотным веществом гранулярной структуры. На поверхности эктэкзины Мейер выявила сферические орбикулы с электронно-прозрачной сердцевиной. Строение спородермы, близкое таковому у тисса, обнаружено в других семействах голосеменных, представители которых имеют безмешковую пыльцу, а именно в семействах *Taxodiaceae* и *Cupressaceae* (Ueno, 1973, 1985; Мейер, 1977; Pocknall, 1981).

Задачей настоящей работы было исследование ультраструктуры оболочки пыльцевых зерен кавказских представителей *Taxus baccata* var. *caucasica* Fom. из двух различных местообитаний.

Материал и методика

Исследованы пыльцевые зерна представителей двух популяций, различающихся по ряду морфологических признаков вегетативных и генеративных органов. Местонахождение изученных образцов: Азербайджанская ССР: запо-

ведник Гек-Гёль, 15 IV 1980, З. И. Гумбатов; Талыш, Гамарат, 20 IV 1981, З. И. Гумбатов.

Пыльцевые зерна тисса фиксировали 2,5 %-ным раствором глутарового альдегида и 1 %-ным раствором OsO_4 на фосфатном буфере, обезвоживали в серии спиртов и абсолютном ацетоне и заливали в эпон. Ультратонкие срезы изготовляли стеклянным ножом на ультратоме Reichert, контрастировали на сеточках уранилацетатом и цитратом свинца и исследовали с помощью трансмиссионного электронного микроскопа Tesla-BS 500.

Результаты исследования и обсуждение

Оболочка пыльцевого зерна *T. baccata* из Гек-Гёля (табл. I, *1—4*) состоит из двух основных слоев: экзины и интины. Экзина двухслойная, тонкая, 1.3—1.4 мкм. Эктэкзина гранулярная, диаметр скульптурных элементов не превышает 1.0 мкм. Гранулы, как правило, сферические и чаще всего на срезах видны отделенными от нижележащей эндэкзины узким промежутком. Иногда видно, что некоторые из гранул резко сужаются у основания и сливаются с верхней ламеллой эндэкзины (табл. I, *1*, *4*). Эндэкзина ламеллятная, состоит из нескольких параллельных непрерывных ламелл. Две наружные ламеллы значительно более широкие и светлые, чем внутренние. Электронная плотность двух наружных ламелл близка таковой гранул эктэкзины. Необходимо провести исследование развития пыльцевых зерен тисса для выяснения вопроса, следует ли считать две наружные ламеллы элементами эктэкзины или эндэкзины. В некоторых местах наружные ламеллы отходят друг от друга, образуя узкие полости, заполненные электронно-плотным веществом (табл. I, *1*).

На поверхности экзины всех изученных пыльцевых зерен обнаружен довольно толстый слой из фибриллярных и ламеллоподобных частиц (табл. I, *3*, *4*). Здесь же встречаются свободные, не прикрепленные к экзине орбикулы сферической формы с волнистым краем и округлой сердцевиной (табл. I, *2*). Характерный для пыльцевых зерен тиссовых и таксодиевых дополнительный поверхностный слой оболочки, образованный различного вида тапетальными отложениями, в том числе орбикулами, описан Ueno (1960, 1973), а вслед за ним — другими авторами (Мейер, 1977; Квавадзе, 1984) под названием перины (comfit type perine). Однако отсутствие данных о способе формирования надэкзинных образований у голосеменных, а следовательно, подтверждения гомологичности их перине (периспорию) папоротников вынуждает нас использовать в настоящей работе условный нейтральный термин «периноподобная оболочка» для обозначения комплекса надэкзинных элементов у пыльцы тисса.

Пыльцевые зерна тисса из Талыша (табл. II, *1*, *2*) характеризуются несколько более тонкой экзиной — 0.7—8.3 мкм. Эктэкзина гранулярная, гранулы округлые, с волнистым краем, диаметром до 0.5 мкм (табл. II, *2*). Эндэкзина ламеллятная, состоит из ряда параллельных друг другу ламелл. В отличие от пыльцы предыдущего вида в эндэкзине пыльцевых зерен из Талыша выявлена только одна из двух непрерывных наружных ламелл, а именно — верхняя. Под ней обнаружены лежащие в один ряд короткие, прерывистые ламеллы такой же толщины и электронной плотности, как у верхней непрерывной ламеллы. В некоторых участках короткие ламеллы слипаются с вышележащей ламеллой, благодаря чему толщина последней здесь увеличивается вдвое. Как верхняя, так и лежащие под ней короткие ламеллы отличаются от остальных — внутренних ламелл — эндэкзины меньшей электронной плотностью и большей толщиной. Местами между наружной и внутренними ламеллами эндэкзины выявляются узкие полости, заполненные электронно-плотным веществом (табл. II, *1*, *2*). На поверхности всех пыльцевых зерен обнаружена «периноподобная оболочка» с неясно выраженной структурой.

Заключение

Сравнительный анализ строения пыльцевых зерен *T. baccata* var. *caucasica* из двух различных местонахождений позволил обнаружить различия в строении их спородермы. Пыльцевые зерна особей, произрастающих в заповеднике

Гек-Гёль, отличаются от пыльцевых зерен растений из Талыша более толстой экзиной и ультраструктурой эндэкзины. У пыльцы тисса из Гек-Гёля наблюдаются две наружные непрерывные ламеллы большей толщины и меньшей электронной плотности, чем остальные ламеллы эндэкзины. У пыльцевых зерен тисса из Талыша наружная часть эндэкзины представлена только одной непрерывной ламеллой — верхней, а место нижней занимают короткие, не сочленяющиеся друг с другом ламеллы.

Учитывая, что ультраструктура экзины является не столько видовым, сколько родовым и даже признаком семейства, различия в ультраструктуре спородермы у особей тисса ягодного из Гек-Гёля и Талыша позволяют предположить, что растения из данных мест обитания относятся не к одному, а, возможно, к разным видам. Таким образом, обнаруженные различия в строении оболочки пыльцевых зерен у кавказских представителей *Taxus baccata* свидетельствуют о неоднородности данного вида на Кавказе.

ЛИТЕРАТУРА

Квавадзе Э. В. Электронномикроскопическое исследование морфологических особенностей пыльцевых зерен *Cryptomeria japonica* D. Don., *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl., *Taxodium distichum* (L.) Rich. — В кн.: Проблемы современной палинологии, Новосибирск; Наука, 1984, с. 76—78. — *Мейер Н. Р.* Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1977. 48 с. — *Pocknall D.* Pollen morphology of the New Zealand species of *Lybocedrus* Endlicher (*Cupressaceae*) and *Agathis* Salisbury (*Araucariaceae*). — New Zealand J. Bot., 1981, vol. 19, N 3, p. 267—272. — *Ueno J.* Some palynological observations of *Taxaceae*, *Cupressaceae* and *Araucariaceae*. — J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ., ser. D (Biology), 1959, vol. 10, p. 75—87. — *Ueno J.* On the fine structure of the cell walls of some gymnosperm pollen. — Biol. J. Nara Women's Univ., 1960, N 10, p. 19—25. — *Ueno J.* The fine structure of pollen surface. IV. *Gymnospermae* (*Araucariaceae*, *Cryptomeria*, *Cunningamia*, *Ephedra*, *Sciadopitys* and *Tsuga*). — Rep. Fac. Sci., Shizuoka Univ., 1973, vol. 8, p. 101—115. — *Ueno J.* Illustrated palynological family tree of *Gymnospermae* (II). — Jap. J. Palynol., 1985, vol. 31, N 1, p. 6—33.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Азербайджанский сельскохозяйственный институт,
Кировабад.

Получено 22 II 1985.

УДК 582.26 (571.56)

Бот. журн., т. 71, № 7

Ж. Ф. Пивоварова

ВОДОРОСЛЕВЫЕ ГРУППИРОВКИ КАШТАНОВЫХ ПОЧВ КОЛЫМСКИХ СТЕПЕЙ

J. F. PIVOVAROVA. ALGAE GROUPINGS OF THE CHESTNUT SOILS OF KOLYMA STEPPES

Впервые проведены альгологические исследования каштановых почв колымских степей. Выявлены 157 видов и форм почвенных водорослей, среди которых преобладают синезеленые — 87 видов (55.4 %). На открытых участках почвы, лишенной высших растений, формируются олигодоминантные альгосинузии с преобладанием видов родов *Nostoc* и *Scytonema* с примесью в субдоминантах *Oscillatoria jenensis*. Однако полночленный «диатомово-ностоко-сцитонемовый ценоз», характерный для зональных степей, не отмечен. В прикорневых зонах некоторых высших растений образуются отличные от основной альгосинузии группировки водорослей со своими доминантами, соотношением жизненных форм, вертикальной структурой. Эти группировки предложено называть альгомеросинузиями.

Колымские горные степи (Хохряков, 1983) формируются на скелетных, щебнистых почвах со слабо выраженным вертикальным профилем с примесью мелкозема каштанового цвета. Исследования были проведены на разнотравно-злако-

вых степных склонах р. Колымы в 14 км вверх от пос. Ветреный, работа была выполнена на базе экологического стационара «Абориген» Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР. Почвенные пробы были взяты с соблюдением правил стерильности снизу вверх по вертикальному профилю из горизонтов 0—2 и 2—5 см с участков, лишенных высших растений, и в прикорневых зонах *Agropyrum jacutorum* Nevski, *Dracocephalum palmatum* Steph., *Thymus extremus* Klok., *Astragalus fruticosus* Pall., *Poa attenuata* Trin., *Saxifraga multiflora* Ledeb., которые составляют основу ассоциации горно-степных ксерофильных склонов южной ориентации. Отбор проб в прикорневой зоне осуществляли следующим образом: в соответствующий горизонт зоны корневой системы врезали (вдавливали) металлический простерилизованный с остро заточенными краями прямоугольник (ширина — 2, длина — 15, глубина или высота — 2 см). Почву выбирали, при этом извлекали живые корешки с прикрепленными к ним комочками почвы. Почву, оставшуюся на корешках, вместе с фрагментами корешков помещали в чашки Петри. Культивирование вели по типу чашечных культур со стеклами обрастания.

Всего в исследованных каштановых почвах колымских степей обнаружены 157 видов и форм водорослей, среди которых ведущее место принадлежит синезеленым — 87 видов (55.4 % от общего флористического состава): зеленых водорослей зарегистрировано 30 видов, желтозеленых — 21, диатомовых — 18 и эвгленовых — 1. Водоросли в почвах колымских степей распределены мозаично.

На участках почвы, лишенной высших растений, водоросли встречались диффузно, не образуя поверхностных разрастаний, и как истинные эксплеренты занимали здесь положение альгосинузий. Аналогичная ситуация описана для степных ценозов Прибайкалья (Андреева, Сдобникова, 1975). Только однажды отмечены единичные порошкообразные колонии *Nostoc commune* L. на поверхности почвы при прямом микроскопировании свежевзятых образцов. О нахождении этой водоросли в якутских степях писал Т. А. Работнов (1934). В пробах с открытых участков почвы обнаружены 46 видов и форм водорослей, т. е. $^1/_3$ всей альгофлоры колымских степей; из них синезеленых — 26 видов (58 %), зеленых — 10, желтозеленых — 4 и диатомовых — 6. Доминирующими видами на поверхности в таких альгосинузиях были *Nostoc microscopicum* Carm., *N. punctiforme* (Kütz.) Hariot. f. *punctiforme*, *Oscillatoria jenensis* G. Schmidt, *Scytonema ocellatum* Lyngb., а диатомовые остались за пределами даже субдоминантного положения, т. е. альгосинузии олигодоминантны и настоящий полночленный «диатомово-ностоко-сцитонемовый ценоз» каштановых зональных почв не складывается, как это характерно для североказахстанских (Штина, Болышев, 1963) и центральноказахстанских (Сдобникова, 1969) степей. Вертикальная структура альгосинузий слабо выражена из-за большой скелетности почвенного профиля. Наибольшее число видов сосредоточено в горизонте 2—5 см (37 видов), тогда как в горизонте 0—2 см их только 26 видов. Сходный характер распределения числа видов водорослей по вертикальному профилю отмечает Н. В. Сдобникова (1969) для почв сухостепного и пустынностепного стационаров БИНа в Центральном Казахстане. Биологический спектр видов достаточно разнообразен и представлен 9 жизненными формами. Его можно выразить рядом C—P—Ch—X (по степени убывания доли видов). Таким образом, на открытых участках почвы складывается достаточно выраженная ностоко-сцитонемовая альгосинузия олигодоминантного типа.

Однако в распределение водорослей некоторые коррективы вносят высшие растения, усиливая мозаичность альгофитоценозов, на что уже неоднократно обращали внимание в альгологической литературе. Этот вопрос достаточно освещен в монографиях Э. А. Штиной и М. М. Голлербаха (1976), Т. И. Алексахиной и Э. А. Штиной (1984). В исследованных нами степях на фоне основной ностоко-сцитонемовой альгосинузии в прикорневых зонах высших растений отмечены несколько отличные от основной альгосинузии группировки водорослей со своим доминантным комплексом видов, биологическим спектром, своей структурой. В целом эти группировки не выходят за рамки общего флористического состава, характерного для каштановых почв колымских степей. В то же время они слагаются внутри консорции эдификаторного или доминант-

ного вида растения и не представляют структурного элемента биогеоценоза. П. М. Рафес (1970 : 172) предложил называть «группировки, слагающиеся внутри консорции и, следовательно, не представляющие структурного элемента биогеоценоза, — биогеоценотическими меросинузиями» (meros — часть). Водорослевые группировки прикорневых зон некоторых высших растений вследствие вышеназванных характеристик мы называем альгомеросинузиями, так как они действительно являются частью альгосинузии, входят в состав консорции и имеют обособленное местообитание. Изучение альгофлоры прикорневых зон 6 видов растений разнотравно-злаковых колымских степей позволило сделать вывод об определенном воздействии высших растений на распределение и структуру альгомеросинузий (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Число видов водорослей в прикорневых зонах некоторых высших растений колымских степей

Отделы водорослей	Почва, лишенная высших растений	*Agropyrum jacutorum*	*Poa attenuiata*	*Saxifraga multiflora*	*Dracocephalum palmatum*	*Astragalus fruticosus*	*Thymus extremus*
Cyanophyta	26	22	37	29	32	29	21
Chlorophyta	10	10	18	9	10	12	11
Xanthophyta	4	6	10	8	5	3	7
Bacillariophyta	6	11	7	12	6	5	9
Euglenophyta	—	—	—	—	—	1	—
Всего . . .	46	49	72	58	53	50	49

Альгомеросинузия под *Poa attenuata* — одна из самых богатых. Сравнивая данную альгомеросинузию с альгосинузией открытых участков, можно отметить, что соотношение систематических групп водорослей в принципе сходно, хотя доля синезеленых несколько меньше, чем на открытых участках. В биологическом спектре видов в альгомеросинузии под *Poa attenuata* ведущими являются те же жизненные формы, что и на открытом участке, с той разницей, что первое место занимает Р-форма (Р—С—Ch—X). Третье место стабильно за видами Ch-формы, а вот на четвертом месте виды X-формы вытеснили В-форму. Вместе с X-формой увеличилась доля Н-формы, а также заносных амфибиальных и гидрофильных видов (10 % от общего флористического состава). Несмотря на малое видовое разнообразие М- и N-форм, они входят в число доминантных видов и это принципиально меняет их функциональную значимость. Увеличение доли влаголюбивых видов жизненных форм водорослей в прикорневой зоне свидетельствует о влиянии на них всего растения, его габитуса, так как надземная часть растения создает относительно лучший режим увлажнения, большее затенение. В целом в прикорневой зоне высшего растения видовое разнообразие несколько (порой в 2 раза) выше, чем на открытых участках почвы. Вертикальная структура альгомеросинузии выражена достаточно хорошо (табл. 2).

В подстилке обнаружены 24 вида водорослей с доминирующим ностоко-формидиевым комплексом (*Nostoc punctiforme*, *Phormidium autumnale*). Здесь же при небольшом видовом разнообразии зеленых и желтозеленых водорослей отмечено относительно большое их обилие. В слое 0—2 см интенсивно развивались *Nostoc punctiforme*, *N. microscopicum*, *Scytonema crispum* (Ag.) Born.; последний вид может рассматриваться как экологический викариат *S. ocellatum*, характерный для зональных каштановых почв. Необходимо подчеркнуть, что *S. crispum* уже отмечалась для почв полярных пустынь (Кондратьева, 1968), степей Прибайкалья (Андреева, Сдобникова, 1975). В горизонте 2—5 см доминируют микроскопические колонии ностоков с усиливающимся влиянием одноклеточных желтозеленых водорослей. В горизонте 5—10 см остается доминантный комплекс из *Nostoc punctiforme* с субдоминантами из *Pinnularia borealis* Ehr. и *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. var. *amphioxys* f. *amphioxys*. В целом про-

ТАБЛИЦА 2

Изменение числа видов водорослей с глубиной в прикорневой зоне *Poa attenuata* в разнотравно-злаковых колымских степях

Отдел водорослей	Глубина взятия проб, см				
	A_0	0—2	2—5	5—10	Всего
Cyanophyta	15	20	7	10	37
Chlorophyta	2	10	8	7	18
Xanthophyta	4	5	6	4	10
Bacillariophyta	3	4	7	4	7
Всего	24	39	28	25	72

слеживается тенденция убывания видового разнообразия вниз по профилю. Доказательством определенного своеобразия альгомеросинузий и правомочности выделения такой группировки водорослей является то, что доминантные комплексы видов водорослей под различными растениями разные. Так, ностоко-микроколиевый комплекс формируется под *Agropyrum jacutorum*, *Astragalus fruticosus*, ностоко-сцитонемовый — под *Thymus extremus*, ностоковый — под *Saxifraga multiflora* и *Dracocephalum palmatum*. К этим доминантным группировкам могут примешиваться *Oscillatoria jenensis*, а также виды рода *Cylindrospermum*, которые вытеснили более холодостойкий *Schizothrix friesii* (Ag.) Gom., характерный для суровых Яно-Оймяконских степей (Пивоварова и др., 1975), для пятен и голых субстратов тундры (Штина, 1982).

Флора всех исследованных альгомеросинузий проявляет определенные черты сходства (K_j), степень которого была рассчитана по формуле Жаккара. Все коэффициенты можно объединить в две группы: K_j=0.3 (показатели сходства от 0.25 до 0.34) и K_j=0.4 (от 0.35 и 0.38). В среднем все флоры на 1/3 сходны между собой. Однако наибольшее сходство обнаружено у пар *Agropyrum—Thymus*, *Agropyrum—Dracocephalum*, *Saxifraga—Dracocephalum*. Наименьшее сходство с открытыми участками отмечено у *Poa attenuata* и *Saxifraga multiflora*.

Таким образом, в каштановых почвах разнотравно-злаковых степей Колымы обнаружена богатая альгофлора. Характерной чертой ее являются частичное замещение в доминантах *Scytonema ocellatum* экологическим викариатом этого вида *S. crispum*, а также образование неполночленного доминантного комплекса (ностоко-сцитонемового), а для зональных каштановых почв, как известно, свойствен диатомово-ностоко-сцитонемовый комплекс.

ЛИТЕРАТУРА

Алексахина Т. И., *Штина Э. А.* Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 148 с. — *Андреева В. М.*, *Сдобникова Н. В.* О почвенных водорослях районов Прибайкалья. — Нов. сист. низш. раст., 1975, с. 81—88. — *Кондратьева Н. В.* Синьо-зелені водорості. Клас Гормогонієві. — В кн.: Визначник прісноводних водоростей УРСР. т. 1, ч. 2. Київ: Наук. думка, 1968, с. 522. — *Пивоварова Ж. Ф.*, *Берман Д. И.*, *Волковинцер В. И.* О флоре микроводорослей степей Якутии. — В кн.: Ботанические исследования в Якутии. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1975, с. 109—121. — *Работнов Т. А.* *Nostoc commune* L. в напочвенном покрове солонцеватых почв Якутии. — Сов. бот., 1934, № 2, с. 107—108. — *Рафес П. М.* Развитие учения о биогеоценозах. — В кн.: Очерки по истории экологии. М.: Наука, 1970, с. 147—194. — *Сдобникова Н. В.* Почвенные водоросли. — В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1969, с. 295—306. — *Хохряков А. П.* Степная флора в бассейне Колымы. — В кн.: Экологоценотические и географические особенности растительности. М.: Наука, 1983, с. 218—231. — *Штина Э. А.* Почвенные водоросли Крайнего Севера и значение их изучения для оценки антропогенных изменений тундровых биогеоценозов. — В кн.: Споровые растения тундровых биогеоценозов. Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР, 1982, с. 4—14. — *Штина Э. А.*, *Болышев Н. Н.* Сообщества водорослей в почвах сухих и пустынных степей. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 5, с. 670—679. — *Штина Э. А.*, *Голлербах М. М.* Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 142 с.

Новосибирский государственный педагогический институт.

Получено 25 V 1984.

УДК 581.524 : 582.475.2 Бот. журн., т. 71, № 7

К. И. Малеев

О ВОЗМОЖНОСТИ ИЗОЛИРОВАННОГО СУЩЕСТВОВАНИЯ СЕМЕЙ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ *PICEA ABIES×PICEA OBOVATA*

K. I. MALEYEV. ON THE POSSIBILITY OF ISOLATED EXISTENCE OF FAMILIES IN THE COENOPOPULATIONS OF *PICEA ABIES×PICEA OBOVATA*

Рассмотрены вопросы возможной репродуктивной изоляции части деревьев ели в ценопопуляциях из зоны интрогрессивной гибридизации *Picea abies×Picea obovata* и обнаружения в насаждениях потомков отдельных родительских пар — семей.

На основании результатов контролируемого скрещивания, данных фенологии, дальности распространения пыльцы и семян сделан вывод об отсутствии репродуктивно изолированных групп деревьев ели, преобладания панмиксии в популяциях, а также о возможности существования пространственно ограниченных групп — семей ели, по-видимому, являющихся потомками ограниченного числа родительских пар. На основе литературных данных о мономодальном распределении таксономически важных признаков в популяциях, ограниченном характере обмена наследственным материалом делается вывод о возможности рассмотрения *Picea abies×Picea obovata* в исследованном районе с точки зрения генэкологии, генетики, как «сингамеона», «экотипа», «биотипа», а не как самостоятельных таксономических единиц.

Наличие полиморфизма у ели — одной из лесообразующих пород таежной зоны СССР — привело к появлению по крайней мере двух точек зрения на ее происхождение, систематическое положение, современное состояние популяций. Преобладает мнение о принадлежности многочисленных форм ели к гибридам между *Picea abies* (L.) Karst. и *P. obovata* Ledeb. Эти гибриды возникли в результате интрогрессивной гибридизации в основном в голоцене (Бобров, 1944, 1978; Правдин, 1975). Однако полиморфизм ели во всех изученных насаждениях из различных частей ареала и наличие вертикального градиента ее изменчивости в горах Европы привели к развитию в западно-европейской литературе взглядов на ель сибирскую как на разновидность европейской (*Picea abies* var. *obovata* (Ledeb.) Fellm.) (Schmidt-Vogt, 1977). Географический градиент изменчивости признаков рассматривается в этом случае как результат клинальной изменчивости под действием климатических факторов, выражающийся в образовании экотипов. Правомерность той или иной точки зрения должна подтверждаться на основе анализа структуры популяций, различий в экологии выделяемых видов и форм. Считают, что обнаружение в насаждениях, особенно из зоны интрогрессии, репродуктивно изолированных групп может явиться серьезным аргументом в пользу второй точки зрения (Дыренков, 1978). В работах М. А. Голубца (1959, 1968), В. И. Парфенова (1964), Л. Ф. Правдина (1975) и других авторов показан значительный полиморфизм популяций ели во всех регионах, постепенное, с северо-востока на юго-запад, проникновение признаков, присущих ели сибирской, и обратное — ели европейской. В популяциях отмечается мономодальное распределение всех таксономически ценных признаков.

Для достоверного анализа возможности репродуктивной изоляции части ценопопуляции ели необходимо определить степень перекомбинации наследственного материала в ее спонтанно развивающихся насаждениях путем контролируемого скрещивания различных фенотипических форм и наиболее вероятную дальность распространения пыльцы и семян. В предлагаемой статье приводятся данные автора о фенологии распускания мега- и микростробилов и ее связи с различными метеофакторами. На основе данных о дальности распространения пыльцы и семян, результатов количественной оценки таксономически важных признаков сделана попытка выделения пространственно ограниченных групп елей в пределах ценопопуляции — возможных потомков ограниченного числа родительских пар.

Объекты и методика

Изучение динамики функционирования мега- и микростробилов ели проводили в зоне интрогрессивной гибридизации на пробной площади (п. п.) № 2 в ельнике кислично-зеленомошном в пределах Верхне-Обвинского южно-таежного лесорастительного района Пермской обл. (Дыренков и др., 1977) в соответствии с методическими указаниями (Пономарев, 1960; Бейдеман, 1974). В древостое была построена наблюдательная вышка высотой 20 м, используя которую можно было вести наблюдения над функционированием мега- и микростробилов у 4 близко расположенных деревьев, относящихся к различным фенотипическим группам по строению шишек и семенных чешуй. Здесь же проводили контролируемое скрещивание по методике В. И. Долголикова и и Р. Ф. Осьмининой (1976) путем предварительной изоляции мегастробилов полиэтиленовыми мешочками с последующим внесением пыльцы в момент раскрытия семенных чешуй. Для изучения динамики пыления ели использовали пыльцеуловители R. Sarvas (1962), располагаемые непосредственно в кроне деревьев. Число раскрывшихся мегастробилов подсчитывали ежедневно на 10 обильно цветущих модельных деревьях с помощью бинокля. Скорость падения пыльцы определяли в камеральных условиях, измеряя скорость ее полета в стеклянной трубочке длиной 75 см (Niklas, Paw, 1983). Скорость падения семян наблюдали непосредственно в древостое в безветренную погоду. В период «цветения» ели вели микроклиматические наблюдения по общепринятой методике (см., например, Кароль, 1959; Протопопов, 1975). Измеряли температуру воздуха на высоте 2 и 14 м, температуру на поверхности почвы и на глубине 5 и 10 см, влажность воздуха на высоте 2 и 14 м (аспирационным психрометром), скорость ветра на высоте 2 и 20 м (чашечным анемометром).

Для сравнения сроков начала «цветения» ели в различных типах леса проводили рекогносцировочные обследования в соседних лесотипологических выделах — ельнике приручейном и ельнике кислично-зеленомошном. Качество полученных семян определяли по степени развития зародыша, о которой судили по рентгенограммам семян, а также путем взвешивания на торсионных весах ВТ-500 (Долголиков, 1974).

Для выявления пространственно ограниченных фенотипически сходных групп елей применили алгоритм кластерного анализа, предложенный Б. М. Миркиным с соавторами (1976). При этом учитывали количественные признаки шишек и семенных чешуй (Дыренков, 1978) (рис. 1).

В качестве метрики расстояний использовали евклидову дистанцию. Вес каждого признака принят одинаковым.

Современная таежная растительность на территории рассматриваемого района начала формироваться в плейстоцене (Крашенинников, 1939; Горчаковский, 1969). Сибирская ель проникла сюда около 16 тыс. лет назад в связи

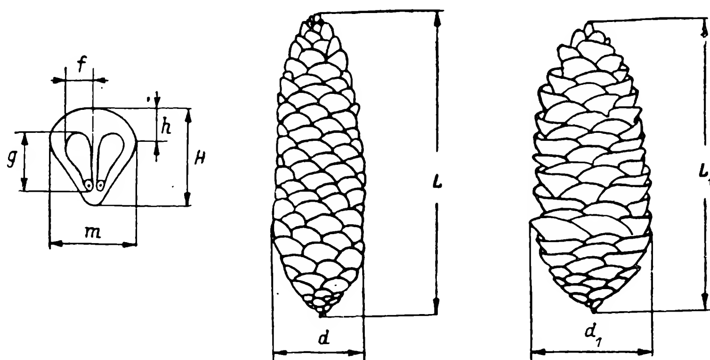


Рис. 1. Систематически значимые биометрические показатели шишек и семенных чешуй ели (мм).

L — длина закрытой шишки, L_1 — длина открытой шишки, d — толщина закрытой шишки, d_1 — толщина раскрытой шишки, m — ширина семенной чешуи, H — высота семенной чешуи, h — высота верхней части семенной чешуи, f — ширина семенной летучки, g — длина семенной летучки.

с отступлением Новоземельско-Уральского ледника. После многочисленных пульсаций ареала ели в плейстоцене в атлантический период в прилегающие к Уралу районы начала проникать европейская ель, вытесненная в суббореальную зону, но продолжающая оказывать влияние на структуру популяций и поныне.

На исследованном участке (п. п. № 2) тип леса — ельник кислично-зеленомошный на модергумусных глубокоподзолистых иловато-пылеватосуглинистых почвах. Древостой состоит из *Picea abies*, *P. obovata*, *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L.

Популяция ели представлена относительно одновозрастным вариантом структуры с преобладанием поколения, имеющего средний возраст около 100 лет. Бонитет II. Напочвенный покров состоит из *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray., *Oxalis acetosella* L., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. Отмечается участие в сложении травяного яруса неморальных видов *Aegopodium podagraria* L., *Pulmonaria obscura* Dum., *Stellaria nemorum* L.

Результаты исследований и их обсуждение

Развитие мега- и микростробилов протекает в течение двух вегетационных периодов, начиная с закладки генеративных почек в июне—июле предшествующего «цветению» года (Гиргидов и др., 1964; Козубов, 1974).

Весной идет бурное разрастание сформировавшихся тканей, т. е. увеличение их размеров. Этот процесс детерминируется главным образом температурным фактором (Артемов, 1973; Козубов, 1974). По мере развития тканей мегастробилов происходит опадение их кроющих чешуй, что зависит от погодных условий, обеспечивающих темп прохождения фенофаз, оно наступает за 4—7 сут до начала пыления. Процесс раскрытия мегастробилов начинается с южных, наиболее прогреваемых частей кроны, за 1—2 сут до первого пыления и достигает максимума в период, предшествующий массовому разлету пыльцы. О тесной связи процесса раскрывания семенных чешуй с температурой свидетельствуют факт возможной выгонки мега- и микростробилов зимой и в начале весны и ускорение темпов раскрытия под полиэтиленовыми изоляторами, обеспечивающими «парниковый» эффект. В наших опытах к 18 V 1982 под полиэтиленовыми изоляторами раскрылось 30 % стробилов, вне их — на соседних ветках — только 5.

«Цветение» ели проходит в период резких перепадов температуры воздуха и почвы, доходящих до 20 °С и более в сутки на поверхности почвы и в приземном 2-метровом слое воздуха. Подобная амплитуда обусловливает суточную ритмику жизнедеятельности генеративного аппарата. Можно наблюдать различного рода депрессии в ходе развития мегастробилов под влиянием низких температур. В 1982 г. во время «цветения» ели единичные мегастробилы, готовые к опылению, появились 16 мая, массовое же раскрытие их наблюдалось только 24 мая в результате заморозков с 17 по 23 мая. Период между началом «цветения» и раскрытием большинства мегастробилов увеличился на 5 сут. по сравнению с более благоприятным 1981 г. «Цветение» происходит при накоплении суммы эффективных суточных температур более 110° (рис. 2). Полное соответствие между датой начала «цветения» и суммой накопленных температур не наблюдается. Это связано с неодинаковыми темпами прохождения фенологических фаз развития перед зимними месяцами в прошедший вегетационный период (Артемов, 1973), а также с задержкой начала «цветения» из-за выпадения осадков, препятствующих процессу высыхания тканей и задерживающих высыпание пыльцы. Период «цветения» ели совпадает по времени со сменой атмосферной циркуляции, наблюдается преобладание довольно сильных северных и западных ветров. Раскрытие мегастробилов начинается с верхних частей кроны. Время экспонирования составляет около 4 сут. Возможно увеличение сроков экспонирования в связи с действием низких температур, как это наблюдалось в 1982 г.

Факт раскрытия женских стробилов раньше начала пыления объясняется приспособлением, препятствующим переопылению в пределах кроны, — гейтоногамии.

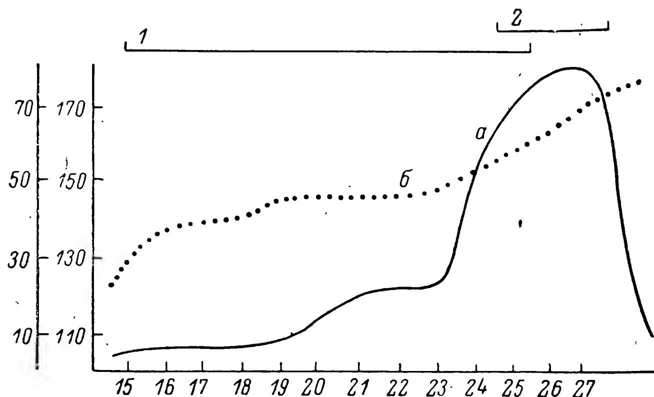


Рис. 2. Динамика раскрывания мегастробилов ели на пробной площади № 2 (южная тайга, Пермская обл.) в мае 1982 г.

а — процент раскрывшихся мегастробилов ели, *б* — сумма эффективных среднесуточных температур (выше +5 °С). *1, 2* — длительность восприятия пыльцы отдельными мегастробилами. *По оси абсцисс* — числа месяца; *на оси ординат*: *слева* — процент раскрывшихся мегастробилов, *справа* — сумма эффективных среднесуточных температур.

Результаты контролируемого скрещивания, приведенные в табл. 1, где показаны размеры систематически важных признаков шишек, позволяющих отнести деревья к тому или другому «виду» ели, и число образовавшихся семян и их качество свидетельствуют о возможности образования семян после опыления пыльцой дерева, имеющего иные строения семенных чешуй и размеры шишек, т. е. относящегося к другому «виду». Образование шишек меньших размеров под изоляторами связано с недостатками искусственного опыления и с изменениями температурного режима.

ТАБЛИЦА 1

Средние размеры шишек и их семенных чешуй, средние массы и число семян в шишках, полученных в результате контролируемого скрещивания

№ скрещиваемых деревьев	Длина шишки	Толщина шишки	Ширина семенной чешуи	Высота семенной чешуи	Высота верхней части семенной чешуи	Ширина семенной летучки	Длина семенной летучки	Средняя масса семени	Число семян в шишке	Процент образовавшихся шишек
698 (*P. obovata*) контроль	46.3	26.6	10.2	12.3	3.8	9.7	4.2	2.2	90	—
698×1 «а»	45.4	28.5	9.8	13.5	3.5	9.6	4.1	1.2	90	45.8
698×698	40.0	28.4	10.9	12.3	3.2	10.1	4.6	2.0	77	20.0
695 (*P. abies*×*P. obovata*) контроль	71.6	34.9	13.1	16.3	4.2	11.8	5.4	3.8	105	—
695×1 «а»	73.8	33.6	12.5	15.5	4.0	12.0	5.0	2.0	127	45.4
695×695	65.1	30.3	11.4	14.3	3.9	10.5	4.8	2.0	105	39.5
704 (*P. abies*) контроль	73.5	39.9	13.0	18.1	5.1	13.0	4.8	4.6	106	—
704×704	63.5	39.4	12.2	17.6	4.3	12.6	5.0	2.2	144	18.2
1 «а» (*P. obovata*) контроль	62.9	29.7	12.0	13.7	3.5	9.7	5.0	2.7	114	—

Семена, полученные в результате контролируемого скрещивания, как правило, имеют меньшую массу, среди них больший процент — пустые. Так, в нашем случае, по данным рентгенографического анализа, полнозернистых семян у свободноопыляемых шишек было 34 %, при контролируемом скрещивании — в среднем только 7. Полнозернистых семян при контролируемой гейтоногамии было около 10 %. Для окончательного ответа на вопрос об эффективности гейтоногамии и жизнеспособности получаемого при этом потомства необходима постановка специальных экспериментов.

У ели пыльцевые зерна не имеют приспособлений для прикрепления к какому-либо субстрату. Пыльца очень легка, сыпуча, не образует комочков,

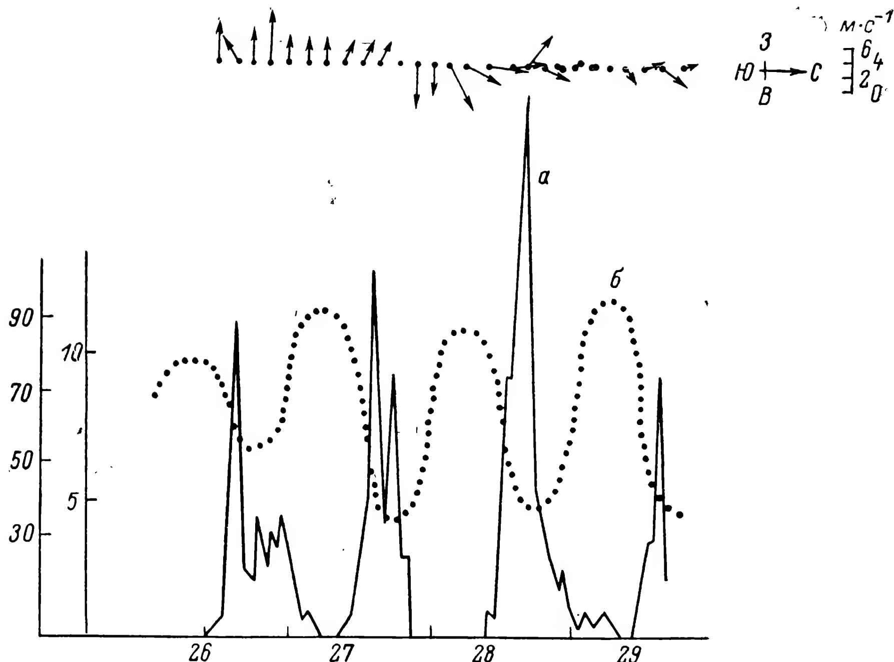


Рис. 3. Динамика пыления ели в период массового разлета пыльцы на пробной площади № 2 в мае 1982 г.

а — число пыльцевых зерен на 1 см²; *б* — относительная влажность воздуха. *Стрелками* показаны направление и скорость ветра. *По оси абсцисс* — числа месяца; *на оси ординат*: *слева* — относительная влажность воздуха, %; *справа* — число пыльцевых зерен на 1 см².

как у энтомофильных видов, поэтому считается, что она может легко разноситься токами воздуха (Сладков, 1967).

Процессу свободного высыпания препятствует строение микростробилов, удерживающих пыльцу; при этом создаются условия, когда пыльца не может покинуть пыльцевой мешок, пока не получит силовой импульс от ветра. Пыление ели наблюдается при благоприятном сочетании температуры, влажности воздуха и порывистого ветра.

Мы не обнаружили каких-либо групп ели, сроки массового пыления которых различались бы весьма существенно, во всяком случае были дольше пыления одного дерева. Как правило, пыление ели начинается с южной и юго-западной, т. е. с наиболее прогреваемых частей кроны. В разных типах леса — ельнике кислично-зеленомошном и ельнике приручейном — сроки были одними и теми же, что объясняется одинаковой степенью инсоляции крон деревьев и весьма сходными метеорологическими показателями, характеризующими верхний, генеративный ярус крон.

Большая продолжительность экспонирования и сохранение пыльцой своих фертильных свойств в течение длительного времени могут приводить к самоопылению. Значительная разница в сроках начала и конца «цветения» ели в пределах насаждения перекрывается большой амплитудой фенологических сроков в пределах дерева, обусловленной разновременностью функционирования отдельных генеративных ярусов и ветвей. В целом можно констатировать отсутствие в насаждении разновременно цветущих групп.

Начало пыления ели приурочено к дневным часам, к резкому падению влажности воздуха, что, конечно, связано с высыханием пыльцы и пыльцевых мешков (рис. 3). Высыпание пыльцы происходит под действием резких порывов ветра. Пыльце сообщается ускорение, выбитые ее порции подхватываются и в виде дискретного облака с довольно высокой концентрацией пыльцы переносятся ветром, а это обеспечивает большую вероятность попадания пыльцы на мегастробилы. По нашим глазомерным оценкам, ускорение ветра, необходимое для «выбивания» пыльцы, должно составить не менее 3—5 $м \cdot с^{-2}$. При до-

статочно равномерном ветре, независимо от его силы, пыльца, как правило, не вылетает, хотя она к этому совершенно готова.

Подобный механизм разлета пыльцы, несомненно, является приспособлением к перекрестному опылению, однако его нельзя переоценивать. По данным многочисленных исследователей, занимавшихся определением дальности полета пыльцы хвойных (Ромедер, Шенбах, 1962; Koski, 1970; Козубов, 1974; Некрасова, 1983; Фабричный, 1983), радиус ее эффективного распространения весьма ограничен и составляет в лучшем случае 20—30 м.

Мы попытались рассчитать дальность полета пыльцы на основе определения его параметров, данных о распределении генеративных органов в кроне, а также о возможных скоростях ветра в верхней части кроны. Подобного рода расчет довольно приблизителен из-за сложного характера взаимоотношений воздушных масс на границе раздела лес—атмосфера, где существуют турбулентные токи различной направленности и интенсивности. Сначала была определена скорость падения пыльцы в условиях отсутствия вертикальных и горизонтальных токов воздуха. Оказалось, что большинство сухих пылинок имеет скорость падения около 25 $см \cdot с^{-1}$ с крайними значениями в 10 и 50 $см \cdot с^{-1}$. Условно принимая наличие ламинарных воздушных потоков только в горизонтальной плоскости, можно оценить дальность разлета пыльцы в зависимости от скорости ветра и высоты ее падения, равной высоте расположения генеративного яруса кроны дерева. Так, при средней высоте дерева 25 м и скорости ветра 15 $м \cdot с^{-1}$ (максимальной в период «цветения» ели) легко определить горизонтальную дальность разлета пыльцы — она будет равна 1.5 км. Максимальная дальность разлета пыльцы в насаждении даже без учета стратификации скорости ветра не соответствует эффективной для ели дальности ее полета, так как в насаждении генеративный ярус занимает лишь верхнюю часть крон, простираясь в высоту на 5—6 м (зависит от высоты древостоя и его полноты, т. е. от условий освещенности крон). В верхней части крон расположены мегастробилы, а основная часть пыльцы формируется несколько ниже, поэтому эффективная дальность ее полета будет определяться воспринимающим пыльцу слоем толщиной 2—3 м: при скорости ветра 15 $м \cdot с^{-1}$ она составит в горизонтальном направлении 150 м. При движении в воздушном токе концентрация пыльцы падает на каждую единицу длины в 3 раза (Фегри, Пэйл, 1982). Таким образом, эффективная дальность разлета пыльцы снижается по крайней мере в 3 раза и составляет при скорости ветра 15 $м \cdot с^{-1}$ около 50 м, а при 10 $м \cdot с^{-1}$ — 20—30 м. Следует подчеркнуть, что это наибольшее значение дальности разлета пыльцы.

В пределах приповерхностного слоя существуют случайно направленные вертикальные и горизонтальные пульсации воздуха (Дубов и др., 1978). Поскольку «цветение» ели происходит весной, в древостое в силу недостаточного количества тепла, накапливаемого почвой, как правило, не наблюдается значительных восходящих потоков воздуха, поэтому можно сделать допущение о равенстве восходящей и нисходящей составляющих вертикальных пульсаций. Пульсации вихревых токов характеризуются длиной волны, определяемой расстоянием между деревьями. Так, при расстоянии между ними 10 м длина волны составляет 10—15 м. Дальность эффективного полета пыльцы снижается в результате ее улавливания поверхностью растений. Воспринимающая пыльцу поверхность одного мегастробила, по нашим оценкам, составляет 15—50 $см^2$, что соответствует индексу воспринимающей поверхности (вычисленному аналогично индексу листовой поверхности) менее 0.01 $м^2 \cdot м^{-2}$, т. е. по крайней мере в 100—1000 раз меньше индекса листовой поверхности ели. При отсутствии механизмов улавливания пыльцы мегастробилами основная ее масса оседает либо на листовой поверхности древостоя, либо падает на землю, поэтому пыльца оседает на воспринимающей поверхности мегастробилов только у деревьев, расположенных в непосредственной близости от донорского дерева, имеющего одинаковую высоту генеративного яруса. Очевидно, чем меньше расстояние между деревьями в древостое, тем меньше длина волны вихревого тока, выше скорость пульсации, ниже ее продолжительность, в результате чего с увеличением густоты стояния деревьев возможность эффективного переопыления большего числа деревьев возрастает несущественно. Эффективное рас-

стояние переопыления пропорционально расстоянию между деревьями и мало зависит от высоты древостоя.

Таким образом, наиболее вероятные родительские пары должны располагаться в непосредственной близости друг от друга. Механизмы, препятствующие этому, не обнаружены. Следовательно, можно ожидать существования локальных зон эффективного переопыления и в результате продолжительного периода генеративного цикла — большого числа потомков определенной родительской пары или во всяком случае ограниченного числа родителей. Этот вывод основывается и на данных о направлениях преобладающих ветров в период «цветения» ели. Так, на нашей пробной площади, по многолетним данным ГМС, в период «цветения» преобладают ветры северных и западных румбов.

Следует учитывать возможность приноса пыльцы и со значительно удаленных деревьев, однако участие ее в опылении ничтожно. В случае равновероятной элиминации проростков и молодых растений ели, полученных от близко и далеко расположенных особей (данных о каком-либо преимуществе тех или других нет), их роль в сложении древостоя также будет ничтожно малой.

Наши наблюдения показали, что средняя скорость падения семян ели очень мала — 50 $см \cdot с^{-1}$. При падении семя совершает цикл сложных винтовых движений, в результате которых скорость падения резко уменьшается. Следует отметить, что у «легких» (2—3 мг) и «тяжелых» (5—6 мг) семян она практически совпадает из-за увеличения скорости вращения более тяжелых семян. Максимальная дальность разлета семян в древостое с учетом стратификации горизонтальной составляющей скорости ветра — 20—30 м, что соответствует и данным других авторов (Шустов, 1971; Уткин и др., 1976; Левина, 1981; Попцов и др., 1981).

В результате расположения шишек с семенами по всей окружности кроны и существования вихревых токов воздуха, сложной траектории полета семян они рассеиваются по всем направлениям с одинаковой вероятностью, и это слабо зависит от розы ветров в момент диссеминации. Высыпание семян у ели европейской приурочивается к весенним месяцам, к дням после периодов потепления, когда наблюдается образование ледяной корки на поверхности снежного покрова, по которой может происходить перемещение еловых семян на значительные расстояния, как считали (Данилов, 1943), в десятки и сотни километров. Однако экспериментальные данные опровергают это (см., например, Шустов, 1971). В самом деле, диссеминация происходит не всегда в период образования наста, она начинается обычно после высыхания шишки. У ели из европейской части СССР она может наблюдаться зимой, весной, летом и осенью; у ели из восточных районов — главным образом осенью, в начале зимы — в период первых снегопадов, т. е. в условиях, никак не способствующих их дальнейшему переносу (Малеев, 1984). Но даже при наличии наста в насаждении произойдет лишь небольшое перемещение семян из-за малых скоростей ветра в приземном слое воздуха, значительного числа препятствий в виде приствольных понижений и стволов деревьев. Перенос семян в лучшем случае совершится в относительно укрытые от ветра места. По нашим наблюдениям, даже на открытых пространствах, где скорость ветра в приземном слое воздуха достигает значительных величин (15—20 $м \cdot с^{-1}$), семена передвигаются максимально на расстояние до 1.5—2.0 м. Это связано с тем, что семя с летучкой быстро занимает положение, при котором его парусность становится наименьшей. Даже на совершенно гладкой на первый взгляд поверхности наста существуют многочисленные неровности, препятствующие передвижению.

Таким образом, в ценопопуляциях ели отсутствуют репродуктивно изолированные группы, связанные с разницей в сроках функционирования мега- и микростробилов или другими причинами. Единство гибридной ценопопуляции ели, показанное путем анализа распределения биометрических параметров, в частности диагностических признаков видов (Дыренков, 1984), подтверждается данными о режиме «цветения» и семеношения.

Значительное число семян, образованных ограниченным кругом родительских пар и концентрирующихся на ограниченной радиусом 20 м территории, не определяет 100 %-го родства всех деревьев в этом пространстве. Большое значение имеют и фитоценотические факторы — конкуренция за свет, эле-

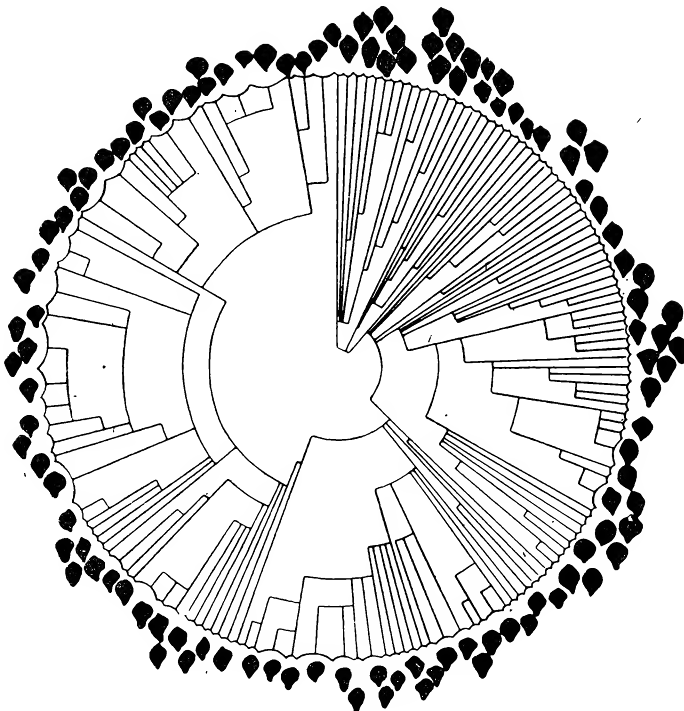


Рис. 4. Фрагмент диаграммы кластерного анализа количественных признаков, используемых при разделении европейской и сибирской ели, и силуэты семенных чешуй.

В целях экономии места «дендрит» свернут в виде круга.

менты минерального питания и т. п. («Факторы регуляции. . .», 1983), что приводит к существованию сложной пространственной структуры. Несомненна приуроченность новых генераций ели к определенным микроусловиям среды, особенно у подроста «биогрупп» (Проскуряков, 1971).

При достаточно однородном рельефе (равнина или слабонаклонная поверхность) размеры мозаичных образований, внутри которых невозможно успешное развитие елового подроста, несоизмеримо меньше территории эффективной диссеминации. В пределах дальности разлета семян, как правило, всегда имеются необходимые условия для их прорастания и формирования жизнеспособного потомства (во всяком случае во время существования одного поколения ели — 40—100 лет).

На территории, соответствующей эффективной дальности разлета семян с материнских деревьев, конечно, имеется и большое число семян от других деревьев, расположенных в близком соседстве. Да и сами семена с материнского дерева являются генетически достаточно разнородными, поэтому и семена с определенной территории в генетическом отношении весьма разнородны. Однако преобладание потомства строго ограниченного числа родительских пар позволяет рассчитывать на возможность нахождения в радиусе эффективной дальности разлета семян и пыльцы (20 м) групп близких родственников (пространственно обособленных групп) в генетически гетерогенной совокупности большинства деревьев в насаждении.

Обнаружение близкородственных групп затрудняется высокой степенью эндогенной изменчивости признаков ели и недостаточной изученностью характера наследования признаков, сложностью пространственной организации экосистем еловых лесов. Возможно только предположение об их родстве, исходя из сравнения единовременных оценок динамического комплекса признаков и сходства морфологических признаков с учетом, по всей вероятности, меньшей их дисперсии в пределах группы близких родственников. Можно надеяться выделить пространственно ограниченные взаимоперекрещивающиеся группы елей, весьма сходных по морфологическим признакам. Выполнению

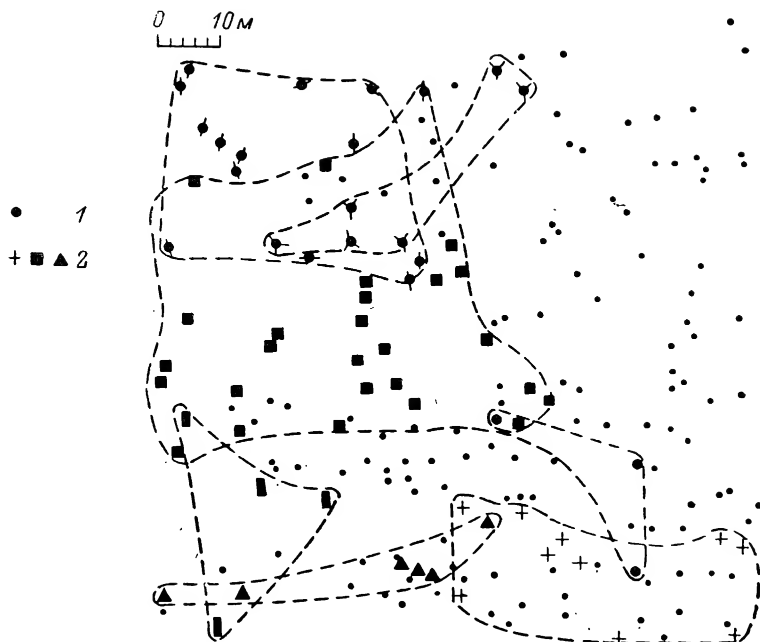


Рис. 5. Пространственно обособленные группы фенотипически близких елей в пределах п. п. 2, выделенные в результате кластерного анализа.

1 — отдельные деревья ели; *2* — деревья, относящиеся к определенной фенотипической группе.

такой задачи в наибольшей степени соответствует методика кластерного анализа. На рис. 4 приведен фрагмент диаграммы кластерного анализа. В целях экономии места общепринятая форма линейного изображения процесса кластеризации в данном случае приведена в свернутом виде концентрированных окружностей, кластеры низших рангов находятся на периферии. Здесь же даны силуэты семенных чешуй отдельных деревьев. На рис. 5 показано размещение фенотипически близких деревьев ели (семей) в пределах п. п. № 2, а в табл. 2 — средние значения и дисперсии признаков соответствующих групп, достоверно отличающихся от других не менее чем по $^3/_4$ конкретных признаков. Размеры групп связаны с густотой стояния ели, определяющей дальность разлета семян и пыльцы, а также микромозаику ценотических условий. Хотя подобного рода группы фенотипически близких особей и не обязательно указывают на высокую степень сходства их генотипов, противоположное гораздо менее вероятно. Следует отметить, что выделяемые пространственно ограниченные группы объединяют представителей соседних «биогрупп» и в настоящее время не являются обособленными частями фитоценоза. Сформировавшись в пределах «биогрупп», или парцелл, семена ели в дальнейшем выходят за их пределы, обеспечивая тем самым гетерогенность вновь возникающих группировок. Подобного рода группы елей полезно проанализировать с помощью кариологического анализа, выяснить особенности строения древесины, изоэнзимного состава, т. е. привлечь весь арсенал средств изучения генетического разнообразия.

В результате анализа биологических особенностей ели, связанных с возможностью репродуктивной изоляции части популяции из зоны интрогрессивной гибридизации *Picea abies*×*P. obovata*, изучения эффективной дальности разлета пыльцы и семян, выявления пространственно ограниченных групп фенотипически сходных деревьев ели можно сделать следующие выводы.

В ценопопуляциях ели в естественных лесах отсутствуют репродуктивно изолированные группы деревьев. Эффективная дальность разлета пыльцы и семян в естественных насаждениях ели составляет около 20 м. В насаждении ели выделяются пространственно ограниченные группы деревьев (семьи), существование которых связано с дальностью разноса пыльцы и семян в насаждении. Можно предположить, что они представлены потомками ограниченного числа родительских пар.

ТАБЛИЦА 2

Среднее значение (числитель) и среднеквадратическое отклонение (знаменатель) измеряемых параметров шишек, семенных чешуй, диаметра деревьев на высоте 1, 3 м у пространственно ограниченных фенотипически близких групп деревьев (семей) ели на пробной площади № 2 (южная тайга, Пермская обл.)

№ группы	Длина шишки в закрытом состоянии (L)	Длина шишки в открытом состоянии (L_1)	Толщина шишки в закрытом состоянии (d)	Толщина шишки в открытом состоянии (d_1)	Ширина семенной чешуи (m)	Высота семенной чешуи (H)	Высота верхней части семенной чешуи (h)	Ширина крыла семени (f)	Длина крыла семени (g)	d/L	d_1/L_1	m/H	h/m	h/H	Диаметр дерева
I	72.0 / 9.10	70.8 / 9.21	18.0 / 1.35	31.5 / 3.82	12.4 / 1.03	17.7 / 0.91	4.3 / 0.59	4.9 / 0.35	12.4 / 0.83	0.25 / 0.02	0.45 / 0.04	0.70 / 0.03	0.35 / 0.06	0.24 / 0.03	26.1 / 5.05
II	72.4 / 5.88	71.4 / 5.81	19.7 / 1.21	33.8 / 2.71	13.8 / 0.86	18.0 / 1.03	5.0 / 0.47	5.2 / 0.37	12.5 / 0.79	0.27 / 0.02	0.47 / 0.04	0.77 / 0.06	0.37 / 0.04	0.28 / 0.03	26.9 / 5.07
III	76.3 / 7.78	75.1 / 7.66	20.6 / 1.27	36.7 / 2.68	14.4 / 0.80	19.3 / 1.13	5.4 / 0.57	5.6 / 0.42	13.5 / 1.00	0.27 / 0.03	0.49 / 0.05	0.75 / 0.05	0.37 / 0.04	0.28 / 0.03	27.9 / 6.66
IV	82.9 / 7.38	82.0 / 7.25	21.5 / 1.44	38.0 / 1.82	14.6 / 0.73	20.5 / 0.93	6.1 / 0.82	5.6 / 0.43	14.1 / 0.47	0.26 / 0.02	0.47 / 0.04	0.72 / 0.05	0.42 / 0.07	0.30 / 0.04	28.2 / 5.67
V	89.1 / 8.32	88.0 / 8.43	22.8 / 1.07	41.3 / 2.40	16.4 / 0.67	22.4 / 1.23	6.3 / 0.37	6.4 / 0.53	15.9 / 0.78	0.26 / 0.03	0.47 / 0.03	0.73 / 0.03	0.38 / 0.02	0.28 / 0.02	25.0 / 2.91
VI	89.9 / 6.02	89.4 / 5.93	20.4 / 1.57	34.8 / 3.01	14.3 / 0.39	21.0 / 1.07	6.9 / 0.28	5.3 / 0.30	13.3 / 0.80	0.23 / 0.02	0.39 / 0.03	0.68 / 0.03	0.49 / 0.02	0.33 / 0.01	22.8 / 2.39

Полученные данные имеют значение для обоснования сроков сбора семян ели, который следует вести исходя из погодных условий осенних месяцев, а также для обеспечения контролируемого скрещивания на лесосеменных участках путем выбора оптимального размещения родительских пар.

Таким образом, отсутствие репродуктивного расслоения популяции, невозможность сколько-нибудь существенного обмена наследственным материалом между популяциями, гомогенность морфологических признаков позволяют говорить о наличии в европейской части страны скорее генэкологических и генетических категорий, таких как «климатип», «биотип», «сингамеон» и т. д., чем о таксономических единицах ели.

Автор благодарит С. А. Дыренкова за большую помощь в организации исследований и написании статьи, а также В. А. Маркина за составление алгоритма кластерного анализа и анализ результатов на ЭЦВМ ЕС-1022.

ЛИТЕРАТУРА

Артемов В. А. Признаки эндогенной регуляции процессов оплодотворения и эмбриогенеза у хвойных. — В кн.: Половая репродукция хвойных. Ч. 1. Новосибирск: Наука, 1973, с. 128—131. — *Артемов В. А., Бобкова К. С.* Морфологическая и функциональная организация хвойных растений. — В кн.: Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов европейского Севера. Л.: Наука, 1981, с. 60—66. — *Бейдеман И. Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 154 с. — *Бобров Е. Г.* Об особенности флоры эрратической области (Один из путей формообразования). — Сов. бот., 1944, № 2, с. 3—20. — *Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с. — *Гиргидов Д. Я., Дорошенко М. В., Лебеденко Л. А.* Морфогенез генеративных почек сосны, ели и лиственницы. — Сб. н.-и. работ по лесн. хоз-ву, 1964, вып. 8, с. 190—212. — *Голубец М. А.* Ель в культурах равнинной части западных областей УССР: Автореф. дис. . . . канд. с/х наук. Харьков, 1959. 15 с. — *Голубец М. А.* Ельники Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1978. 262 с. — *Горчаковский П. Л.* Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск: УФАН, 1969. 286 с. — *Данилов Д. Н.* Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* Link. — Бот. журн., 1943, т. 28, № 5, с. 191—202. — *Долголиков В. И.* Оценка качества гибридных семян сосны и ели. — Лесохоз. информ., реф., вып. 16. М.: ЦБНТИлесхоз, 1974, с. 11—12. — *Долголиков В. И., Осьминина Р. Ф.* Контролируемое скрещивание сосны и ели: Методич. рекомендации ЛенНИИЛесного хозяйства, 1976. 28 с. — *Дубов А. С., Быкова Л. П., Марунич С. В.* Турбулентность в растительном покрове. Л.: Гидрометеоиздат. 1978. 183 с. — *Дыренков С. А.* Изменчивость некоторых морфологических признаков в гибридных популяциях ели *Picea abies* (L.) Karst.×*Picea obovata* Ledeb. на Вепсовской возвышенности. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 2, с. 191—205. — *Дыренков С. А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с. — *Дыренков С. А., Шергольд О. Э., Канисев Г. Н. и др.* Лесорастительное и лесотаксационное районирование Пермской области: Методич. рекомендации ЛенНИИЛесного хозяйства, 1977. 34 с. — *Кароль Б. П.* Микроклимат и методы его изучения при геоботанических исследованиях. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 1. Л.: Наука, 1959, с. 100—137. — *Козубов Г. М.* Биология плодоношения хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 135 с. — *Крашенинников И. М.* Основные пути развития растительности южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене. — Сов. бот., 1939, № 6—7, с. 67—99. — *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 95 с. — *Малеев К. И.* Фенология диссеминации семян ели. — В кн.: Фенологическая индикация и фенопрогнозирование: Тез. докл. на V всес. совещ. Алма-Ата, май 1984. Л., 1984, с. 67—68. — *Миркин Б. М., Наумова Л. Т., Розенберг Г. С., Тарасевич Л. Ф.* Опыт использования дендрограммы для выделения сопряженных групп видов. — Экология, 1976, № 3, с. 40—45. — *Некрасова Т. П.* Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 167 с. — *Парфенов В. И.* Исследование еловых лесов и внутривидовая изменчивость ели обыкновенной на юге ареала (в Полесье): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук, Минск, 1964. 26 с. — *Пономарев А. Н.* Изучение цветения и опыления растений. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 9—19. — *Попцов А. В., Некрасов В. И., Иванов И. А.* Очерки по семеноведению. М.: Наука, 1981. 112 с. — *Правдин Л. Ф.* Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 176 с. — *Проскуряков М. А.* Закономерности формирования пространственной структуры древостоя горных еловых лесов Тянь-Шаня. — Лесоведение, 1971, № 6, с. 3—10. — *Протопопов В. В.* Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск: Наука, 1975. 328 с. — *Ромедер Э., Шенбах Т.* Генетика и селекция лесных пород. М., 1962. 267 с. — *Сладков В. Н.* Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Наука, 1967. 270 с. — *Уткин Ю. В., Рыбников В. А., Троянчук О. А.* Дальность разлета семян лиственницы сибирской под действием силы тяжести и силы ветрового напора. — Сб. науч. тр. ВНИИМлесхоз, 1976, вып. 2, с. 38—45. — *Фабричный Б. И.* Определение параметров пыльцевого облака при искусственном рассеивании пыльцы в условиях семенных плантаций. — В кн.: Всес. совещ. по лесной генетике, селекции и семеноводству: Тез. докл., Петрозаводск, 1983, с. 141—143. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов / Ред. В. Г. Карпов. Л.: Наука, 1983. 318 с. — *Фегри К. Л., Пэйл Ван ден.* Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 380 с. — *Шустов В. С.* Дальность распространения плодов-крылаток ясеня обыкновенного. — Учен. зап. Ульяновск. ГПИ им. И. Н. Ульянова, Сер. биол.,

1971, т. 21, вып. 6, с. 54—59. — *Koski V. A.* Stady of pollen dispersal as a mechanism of gene flow in conifers. — Commun. Inst. Forest., Helsinki, 1970, vol. 70, N 4, p. 1—78. — *Niklas K. G.*, *Paw U. K.* The conifer ovulate cone morfology: implications of pollen impaction patterns. — Amer. J. Bot., 1983, vol. 70, N 4, p. 568—577. — *Sarvas R.* Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. — Metsant. Julk., 1962, t. 53, 4j. 198 p. — *Schmidt-Vogt H.* Die Fichte. Hamburg; Berlin, 1977. 677 S.

Пермское областное управление
сельского хозяйства.

Получено 6 XII 1984.

УДК 581.9 (571.568)

Бот. журн., т. 71, № 7

О. И. Сумина

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ О. КОТЕЛЬНОГО И ЗЕМЛИ БУНГЕ (НОВОСИБИРСКИЕ ОСТРОВА)

O. I. SUMINA. A SUPPLEMENT TO THE FLORA AND VEGETATION OF THE KOTELNY ISLAND AND BUNGE LAND (NOVOSIBERIAN ISLANDS)

Приводятся сведения о флоре и растительности двух малоизученных районов — отрогов горы Малахатын-Тас на о. Котельном и окрестностей полярной станции «Земля Бунге», собранные автором в 1974 и 1975 гг.

Наиболее полные сведения о флоре и растительности о. Котельного содержатся в работе Б. Н. Городкова (1956). Маршруты Городкова охватывали северо-западную оконечность острова и его западное побережье. Растительность центральной и южной частей о. Котельного была описана Городковым по материалам Е. С. Короткевича. Более поздние публикации других авторов были посвящены либо уточнению флористического состава (Абрамов, 1963; Жукова, Сумина, 1976; Сафронова, 1980), либо специальным исследованиям на сравнительно небольших территориях (Кручинин, 1963; Сумина, 1977).

Земля Бунге представляет собой обширную абразионно-аккумулятивную песчаную равнину, примыкающую к о. Котельному с востока. Ее растительность описана Городковым по сведениям, собранным Короткевичем во время краткой экскурсии в район устья р. Балыктах.

Материал для данной работы был собран в 1974 и 1975 гг. на самой высокой точке о. Котельного — горе Малахатын-Тас — и на южном побережье Земли Бунге в окрестностях полярной станции «Земля Бунге». Публикуемые материалы не могут претендовать на всесторонность и полноту ввиду краткосрочности предпринятых маршрутов, но имеют определенный интерес, так как собраны в труднодоступных районах, растительность которых не изучена.

Горы на о. Котельном невысокие. Их плоские платообразные вершины усыпаны щебнем или кое-где — крупными камнями (каменные развалы). Склоны, покрытые щебнистыми осыпями, довольно крутые и поднимаются к вершинам серией ступеней-террас. На площадках и уступах нагорных террас находятся нагромождения крупнообломочного материала. Пологих склонов гораздо меньше, они усыпаны мелким щебнем и имеют относительно более сомкнутый растительный покров, чем осыпные склоны. Несмотря на небольшие абсолютные высоты гор острова, их растительность значительно отличается от растительности приморских равнин. Городков (1956 : 95) даже считал, что «большая часть о. Котельного должна быть отнесена к горным странам, хотя высоты палеозойского плато о. Котельного укладываются в пределы всего 80—150 м над ур. м.».

Самая высокая точка острова, гора Малахатын-Тас, имеет высоту 374 м над ур. м. Сложена она преимущественно песчаниками. Наш маршрут пересекал отроги горы и проходил через ее вершину в направлении с востока на запад. Гора поднимается несколькими уступами: длинные очень пологие склоны (крутизна всего 3—5°) сменяются каменистыми осыпями, занимающими крутые короткие склоны (крутизна до 45°). Иногда встречаются неширокие террасы,

усыпанные обломками камней. На склонах и вершине Малахатын-Тас сделаны следующие 12 описаний.

1. Моховая полигональная арктическая пустыня. Пологий суглинистый склон юго-восточной экспозиции. Субстрат хорошо увлажнен, а порой переувлажнен за счет стекания вод со склона горы. Сомкнутая растительная дернина занимает 25 % площади, остальные 75 % приходятся на суглинистые пятна, вытянутые вдоль склона и имеющие длину 1—2 и ширину 0.5—1 м. Основу растительной дернины образуют мхи (их покрытие 25 %). Среди них господствуют *Tomentypnum nitens*, *Ditrichum flexicaule*, *Racomitrium lanuginosum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. Лишайников немного (1—2% покрытия), это главным образом *Thamnolia vermicularis* и *Dactylina arctica*. Проективное покрытие цветковых не превышает 1 %. Были отмечены *Alopecurus alpinus*, *Saxifraga nivalis*, *S. foliolosa*, *S. hyperborea*, *S. cernua*, *Draba* sp. На пятнах встречаются виды рода *Saxifraga*, *Cerastium regelii*, *Alopecurus alpinus*.

2. Моховая (схистидиевая)[1] полигональная арктическая пустыня. На том же склоне, где проведено описание 1. Там, где из-под суглинка проступает крупный щебень (15—20 см в поперечнике), в растительном покрове господствует *Schistidium gracile*, вместе с ним моховую дернину образуют *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Racomitrium canescens*, *Dicranoweisia crispula*, *Orthothecium rufescens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. Из цветковых изредка можно найти *Salix polaris*; *Alopecurus alpinus* встречается редко, много *Saxifraga cernua* и видов рода *Draba*. На пятнах, кроме этих видов, был отмечен *Phippsia algida*. Из лишайников наиболее обильны *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*, *C. delisei*, *Dactylina arctica*.

3. Томентгипново-схистидиевая полигональная арктическая пустыня. Верхняя часть пологого склона юго-восточной экспозиции. Грунты растрескиваются. По трещинам развит *Schistidium gracile*, покрытие которого 20—30 %, к нему примешивается *Tomentypnum nitens*. Другие виды мхов крайне малочисленны. Проективное покрытие лишайников (*Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata* и др.) 1—3 %. Они располагаются в толще моховой дернины. Здесь же отмечены цветковые — *Draba macrocarpa*, *Saxifraga hyperborea*, *S. cernua*. На пятнах, вытянутых вдоль склона, растут *S. hyperborea*, *S. cernua*, *Phippsia algida*, *Draba macrocarpa*, *D. alpina*, *D. oblongata*. Их мелкие куртинки не превышают в диаметре 2—3 см.

4. Цетрариево-схистидиевая каменистая арктическая пустыня. Пологие склоны упираются в основания каменистых осыпей, которые сложены довольно крупными камнями и плитами. Описание сделано у самого подножия каменистой осыпи. Растительный покров здесь развит слабо: общее покрытие растительности 5—10 %. Преобладают два вида: *Schistidium gracile* и *Cetraria elenkinii*. Иногда то один, то другой вид занимает ведущее положение. Цветковые очень редки. Были встречены *Saxifraga hyperborea*, *S. cernua*, *Phippsia algida*, *Draba macrocarpa*.

5. Эпилитнолишайниковая каменистая арктическая пустыня. Каменистая осыпь на склоне юго-восточной экспозиции (крутизна 40°). Преобладают эпилитные лишайники, их проективное покрытие местами может достигать 100 %, причем покрытие эпилитных кустистых лишайников 20—30 %. Велико и видовое разнообразие лишайников, на 1 м^2 отмечено 22 вида: *Sphaerophorus globosus*, *Cornicularia divergens*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Cetraria cucullata*, *C. tilesii*, *C. nigricans*, *C. delisei*, *C. islandica*, *C. hepatizon*, *Thamnolia vermicularis*, *Cladonia pyxidata*, *Cladonia* sp., *Stereocaulon alpinum*, *Dactylina ramulosa*, *Hypogymnia subobscura*, *Ochrolechia frigida*, *Parmelia saxatilis*, *Umbilicaria torrefacta*, *U. cylindrica*, *Xanthoria elegans*, *Caloplaca tetraspora*. Найдены также печеночники — *Chandonanthus setiformis*, *Sphenolobus minutus*. Цветковых растений нет.

Эпилитнолишайниковая каменистая арктическая пустыня занимает значительную площадь и на вершине первого уступа Малахатын-Тас. Около трети поверхности уступа покрыто каменными развалами: крупные глыбы (1.5—

---

[1] Такое название принимаем, чтобы подчеркнуть несколько большую роль одного из видов мхов в образовании полидоминантной моховой дернины.

3 м в поперечнике) песчаника хаотично громоздятся на поверхности. Все они покрыты эпилитными лишайниками. Проективное покрытие последних около 90 %, в том числе 10—20 % — кустистые лишайники. Были отмечены *Parmelia omphalodes*, *Umbilicaria torrefacta*, *U. cylindrica*, *Hypogymnia encausta*, *Pseudephebe minuscula*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Sphaerophorus fragilis*, *Cetraria nigricans*, *C. islandica*. Из мхов здесь встречается только *Racomitrium lanuginosum*.

6. Моховая (дикрановейсиевая) полигональная арктическая пустыня. Поверхность первого уступа Малахатын-Тас. Субстрат (возможно, карбонатный) — мелкий щебень желтоватого цвета. Ширина моховых полос, приуроченных к трещинам полигональной сети, 15—30 см. Они оконтуривают пятна диаметром 1—1.5 м. Общее покрытие растительности 10—15 %. Основу растительной дернины образуют мхи, их проективное покрытие 10—15 %. Преобладает *Dicranoweisia crispula*, несколько меньше участие *Ditrichum flexicaule*, *Orthothecium chryseum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Aulacomnium turgidum* и др. Лишайников мало, в основном это *Thamnolia vermicularis* (образует покрытие до 1 %). Среди мхов располагаются цветковые (*Saxifraga cernua*, *Draba* sp., *Stellaria edwardsii*), их проективное покрытие не превышает 1 %. Для пятен характерны *Saxifraga cernua*, *Draba* sp., *Phippsia algida*.

С увеличением высоты над уровнем моря разнообразие цветковых уменьшается. Постоянно встречаются лишь несколько видов. Некоторое пополнение флористического списка произошло за счет растительной группировки небольшой щебнистой терраски на склоне, где были отмечены *Saxifraga oppositifolia*, *S. cespitosa*, *S. spinulosa*.

Полигональные арктические пустыни с господством *Dicranoweisia crispula* распространены в отрогах Малахатын-Тас довольно широко. Они приурочены как к вершинам ступеней-террас (описание 6), так и к пологим склонам (описание 7).

7. Андреево-дикрановейсиевая полигональная арктическая пустыня. Пологий (3—5°) мелкощебнистый склон южной экспозиции. Растительность занимает 10—15 % площади. Господствуют мхи — *Dicranoweisia crispula* и *Andreaea rupestris*. *Dicranoweisia crispula* образует круглые куртинки высотой до 5 и 10—15 см в диам., они располагаются по трещинам. Рядом с ними — более мелкие куртинки *Andreaea rupestris* (их высота 1—2, диаметр 3—5 см). Вместе со мхами в трещинах иногда встречается лишайник *Cetraria andrejevii*. Из-за того, что дернинки мхов представляют собой отдельные округлые подушки, сеть мхов, оконтуривающая пятна, выражена нечетко и соответственно границы пятен неясные. Пятна вытянуты вдоль склона и имеют длину 1.5—2 при ширине 1 м, здесь растут *Saxifraga hyperborea* и *Phippsia algida*. Другие цветковые, а также лишайники встречаются крайне редко.

Дикрановейсиевая полигональная арктическая пустыня на вершине ступеней-террас подчас образует резкую границу с лишайниковой полигональной арктической пустыней, где *Dicranoweisia crispula* является одним из доминантов (описание 8). Четкая граница получается благодаря контрастному фону обоих сообществ: первое имеет светлый фон из-за оголенного субстрата, второе — темный из-за обилия темноокрашенных эпилитных лишайников.

8. Мохово-лишайниковая полигональная арктическая пустыня. Поверхность уступа на склоне горы. Субстрат — мелкий щебень красноватого цвета, разбит трещинами на полигоны 30—50 см в диам. В трещинах — полоски мохово-лишайниковой дернины шириной 5—10 см. Общее покрытие растительности 70—80 %. Проективное покрытие мхов 30—40, кустистых лишайников 30, накипных лишайников 30 %. Основу растительной дернины по трещинам образуют *Dicranoweisia crispula* и *Racomitrium lanuginosum*, на них поселяются лишайники *Alectoria ochroleuca* (15—20 %), *Sphaerophorus globosus*, *Cornicularia divergens*, *Parmelia omphalodes*, *Dactylina arctica*, *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria nivalis*, *C. islandica*, *Lopadium pezizoideum*. Местами проективное покрытие *Alectoria ochroleuca* уменьшается, а у *Parmelia omphalodes* увеличивается до 40 %. Темноокрашенные эпилитные лишай-

ники образуют сплошной покров в центрах полигонов, в результате чего весь участок имеет характерный темно-серый цвет. Этому способствует и участие печеночника *Gymnomitrium corallioides*. Цветковые встречаются крайне редко, это: *Saxifraga hyperborea* (на пятнах) и *Draba macrocarpa*, *Saxifraga cernua* (в мохово-лишайниковой дернине).

На плоской поверхности последнего уступа перед вершиной Малахатын-Тас развита арктическая пустыня, подобная описанной выше. В ней на суглинистом пятне найдена *S. nivalis* в форме дернинки из 15 мелких тесно прижатых розеток.

Описания 9—11 сделаны на пологом склоне восточной экспозиции, поднимающемся к вершине Малахатын-Тас.

9. Цетрариево-схистидиевая полигональная арктическая пустыня. Субстрат каменисто-щебнистый. Мхи располагаются по трещинам. Общее покрытие растительности 30 %. Основной доминант — *Schistidium gracile* (20 %), содоминируют *Orthothecium chryseum* (5 %) и *Cetraria delisei* (5 %). Местами состав преобладающих видов несколько меняется: *Schistidium gracile* (20 %), *Cetraria cucullata* (5—7 %), *C. delisei* (5 %), *Racomitrium lanuginosum* (1—3 %). Кроме названных видов, в состав растительной дернины входят мхи *Dicranoweisia crispula*, *Aulacomnium turgidum*, *Drepanocladus revolvens*, *Ditrichum flexicaule*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. У водотоков был найден *Bryum cryophilum*. Из лишайников лучше представлены кустистые (*Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica*, *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria andrejevii*, *Alectoria ochroleuca*, *Cladonia* sp.), эпилитных накипных немного. В составе связной дернины отмечены цветковые — *Saxifraga foliolosa*, *S. cernua*, *S. hyperborea*, *Draba macrocarpa*, *Phippsia algida*, *Ranunculus sulphureus* (un). На пятнах изредка встречается *Saxifraga oppositifolia*.

10. Цетрариево-дикрановейсиевая полигональная арктическая пустыня. Щебнистый склон восточной экспозиции. Покрытие растительности 30 %. Господствует *Dicranoweisia crispula* (20 %), содоминирует *Andreaea rupestris* (7 %), а также лишайники *Cetraria delisei* (5 %) и *C. andrejevii* (3 %). По видовому составу группировка напоминает описание 7, однако проективное покрытие видов в данном случае гораздо больше. Этот показатель может значительно варьировать, о чем свидетельствует описание 11.

11. Цетрариево-дикрановейсиевая полигональная арктическая пустыня. Щебнистый склон юго-восточной экспозиции. Общее покрытие растительности 10—15 %. Основные виды: *Dicranoweisia crispula* (7 %), *Cetraria delisei* (5 %), *C. andrejevii* (3 %). Изредка встречаются также *Cetraria tilesii*, *Ochrolechia frigida*. Цветковые представлены двумя видами: *Saxifraga cernua* и *Phippsia algida*, причем последний встречался редко. Проективное покрытие цветковых менее 1 %. Накипных лишайников мало.

12. Эпилитнолишайниковая полигональная каменистая арктическая пустыня. Ровная поверхность платообразной вершины Малахатын-Тас разбита на неясные каменные полигоны (около 1 м в поперечнике). По трещинам между ними располагаются мхи: *Racomitrium lanuginosum* (3 %), *Ditrichum flexicaule* (1 %), *Dicranoweisia crispula* (1 %), *Schistidium gracile*. Общее покрытие мхов не более 5 %. Эпилитные лишайники занимают до 90 % площади, так что покрытие растительности в целом составляет 90—95 %. Среди лишайников господствуют (вместе дают 60—80 % покрытия) *Cetraria hepatizon*, *Umbilicaria torrefacta*, *U. cylindrica*, *Hypogymnia encausta*. Из кустистых лишайников наиболее обильны (каждый вид имеет примерно 1 % покрытия) *Cetraria cucullata*, *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria ochroleuca*, *Sphaerophorus globosus*. Кроме того, отмечены *Alectoria nigricans*, *Stereocaulon alpinum*, *Dactylina arctica*, *Cladonia* sp. Найдены 3 вида печеночников: *Chandonanthus setiformis*, *Sphenolobus minutus*, *Cephaloziella arctica*.

Наряду с описанной выше эпилитнолишайниковой пустыней на вершине Малахатын-Тас встречаются и участки арктической пустыни с господством

Dicranoweisia crispula и примесью (иногда довольно значительной) *Racomitrium lanuginosum*.

Цветковых растений на вершине почти нет. Удалось найти на одном пятне в дикрановейсиевой полигональной арктической пустыне несколько мелких экземпляров *Saxifraga hyperborea*. В связи с этой находкой стоит напомнить, что Городков (1956 : 111) считал, что на о. Котельном «на высоте около 230—240 м исчезают последние цветковые (*Saxifraga oppositifolia*)».

Итак, при описаниях растительности склонов и вершины горы Малахатын-Тас было найдено 17 видов цветковых растений. Большинство из них принадлежало к родам *Saxifraga* (7 видов) и *Draba* (4 вида). Видовой состав цветковых в группировках беден и однообразен, наиболее часто встречаются *Saxifraga hyperborea*, *S. cernua*, *Phippsia algida* и виды рода *Draba*. Отмечены 14 видов листостебельных мхов и 4 вида печеночных, лишайников — около 30 видов.

Описания с 1 по 12 последовательно распределяются от высоты примерно 180 м над ур. м. до вершины Малахатын-Тас, что позволяет до некоторой степени судить о вертикальном распределении растительности и сделать следующие выводы (табл. 1): 1) общее проективное покрытие растительности не превышает 30 %, за исключением тех случаев, когда в группировках господствуют лишайники (прежде всего эпилитные). Последние приурочены к каменистым осыпям и вершинам уступов-террас на склонах, а также к вершине горы Малахатын-Тас; 2) цветковые не играют заметной роли ни в одной из описанных группировок; 3) широко распространены полигональные арктические пустыни, в которых господствуют мхи *Schistidium gracile*, *Dicranoweisia crispula*, *Racomitrium lanuginosum*, *Andreaea rupestris* и лишайники *Cetraria delisei*, *C. cucullata*, *C. andrejevii*, *Alectoria ochroleuca* и другие, и эпилитнолишайниковые (*Parmelia omphalodes*, *Hypogymnia encausta*, *Umbilicaria torrefacta*, *U. cylindrica*, *Pseudephebe minuscula* и др.) каменистые арктические пустыни; 4) все описанные группировки принадлежат к одному высотному поясу — поясу мохово-лишайниковых арктических пустынь (Городков, 1956), или поясу горных полярных пустынь (Александрова, 1977). Аналоги растительности вершины горы Малахатын-Тас описаны для пика Берри на о. Врангеля Городковым (1958 : 9, 10) и указаны для возвышенностей о. Шпицбергена и островов Канадского арктического архипелага Александровой (1977 : 108, 119).

На южном побережье Земли Бунге в районе полярной станции «Земля Бунге» неширокая полоса вдоль побережья имеет скудную растительность, которая сменяется перевеваемыми, почти не задернованными песками.

В окрестностях полярной станции крупнопесчаный приморский пляж полого переходит в низменную равнину, имеющую абсолютные отметки всего 1—6 м (Сиско, 1970). Сеть ручьев и распадков на ее поверхности выражена чрезвычайно слабо — их врез не превышает 1.5 м.

Песчаный пляж, заливаемый прибоем, совершенно лишен растительности. К нему примыкает участок со старым плавником, где растительный покров несомкнут, но на отдельных, небольших по площади участках имеется связная растительность. Наиболее обильна здесь *Luzula confusa*, довольно часто встречаются *Potentilla hyparctica*, *Sagina intermedia*, *Saxifraga hyperborea*, *Luzula nivalis*, *Stellaria edwardsii*, изредка — *Cerastium beeringianum* subsp. *bialynickii*, *Oxyria digyna*, *Cochlearia groenlandica*, *Papaver polare*, *Ranunculus sabinii*. Таким образом, всего в этом местообитании найдено 11 видов цветковых. Кроме того, у ручья, который прорезает пляж, отмечены *Puccinellia phryganodes*, *Phippsia algida*, *Stellaria humifusa*. Мхи представлены *Racomitrium lanuginosum*, другие виды здесь почти не встречаются. Лишайники, напротив, многочисленны, доминируют *Parmelia omphalodes*, *Sphaerophorus globosus*, *Cetraria delisei*. С меньшим обилием отмечены *C. andrejevii*, *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Stereocaulon alpinum*, *Cornicularia divergens*, *Cladonia amaurocraea*, *Peltigera canina*. Найдены печеночные мхи *Gymnomitrium corallioides*, *Lophozia wenzelii*, *Sphenolobus minutus*.

В заболоченном понижении пляжа у основания приморской террасы местами поверхность субстрата кажется черной благодаря обилию печеночников (*Gymnomitrium concinnatum* var. *intermedium*, *Cephaloziella arctica*, *Marsupella emarginata*). Из цветковых здесь преобладает *Dupontia fisheri*, сравнительно

ТАБЛИЦА 1

Некоторые характеристики растительных группировок горы Малахатын-Тас

№ описания	Название группировки арктических пустынь	Проективное покрытие, %				Число господствующих видов			Число цветковых в описании
		общее	мхов	лишайников	цветковых	мхи	лишайники	цветковые	
1	Моховая полигональная	25	25	1—2	1	4	2	—	7
2	Моховая (схистидиевая) полигональная	25	25	1	+	1	—	—	5
3	Томентгипново-схистидиевая полигональная	20—30	20—30	+	+	1	—	—	6
4	Цетрариево-схистидиевая каменистая	5—10	5	5	+	1	1	—	4
5	Эпилитнолишайниковая каменистая	80—90	+	80—90	—	—	>10	—	—
6	Моховая (дикрановейсиевая) полигональная	10—15	10—15	1	+	5	1	—	4
7	Андреево-дикрановейсиевая полигональная	10—15	10—15	+	+	2	—	—	2
8	Мохово-лишайниковая полигональная	70—80	30—40	60	+	2	>10	—	3
9	Цетрариево-схистидиевая полигональная	30	25	5—10	+	2	2	—	7
10	Цетрариево-дикрановейсиевая полигональная	30	25	5—7	—	2	2	—	—
11	Цетрариево-дикрановейсиевая полигональная	10—15	7	5—7	+	1	2	—	2
12	Эпилитнолишайниковая полигональная каменистая	90—95	3—5	90	+	3	>10	—	1

Примечание. Знак «+» обозначает проективное покрытие менее 1 %, знак «—» указывает на отсутствие видов.

часто встречаются *Saxifraga foliolosa* и *Juncus biglumis*. Было найдено небольших размеров пятно с *Arctophila fulva*, но растения были мелкими, плохо развитыми. Из лишайников обильна *Cetraria andrejevii*, местами отмечена *Siphula ceratites*.

Склон приморской террасы прорезан узкими неглубокими (20—25 см шириной и 20—30 см глубиной) трещинами, которые делят его на полигоны 12—15 м в поперечнике. Кое-где склон пересекают ручьи. В нижней его части разрастаются *Ranunculus pygmaeus*, а также *Alopecurus alpinus*. На полигонах развиты мохово-лишайниковые группировки с незначительным участием цветковых. Господствуют *Cetraria delisei*, *Cladina arbuscula*, *Racomitrium lanuginosum*, кроме них отмечены *Cetraria cucullata*, *Ditrichum flexicaule*. Цветковые представлены *Potentilla hyparctica* (обильна) и *Cardamine bellidifolia* (встречается изредка).

Верхняя часть склона террасы разделена на бугры-полигоны до 7 м в поперечнике (высота их около 0.5 м) и местами сильно эродирована: растительная дернина нарушена, растения занесены песком, кое-где из-под него проступает коричневый торфянистый горизонт. На таких участках располагаются крупные куртины *Luzula confusa* и *Deschampsia brevifolia*. В остальном растительность здесь не отличается от растительности средней части склона.

Поверхность приморской террасы разделена на мелкие полигоны диаметром до 15—20 см, ширина трещин между ними 5—10 см. К трещинам приурочена сомкнутая дернина, окаймляющая полигоны. Поверхность последних затянута сплошной коркой *Gymnomitrium corallioides*. В этих сообществах ракомитриево-лишайниково-гимномитриевой полигональной песчаной арктической пустыни обилие видов меняется от участка к участку, но основные доминанты одни и те же: *Gymnomitrium corallioides* (проективное покрытие до 70 %), *Racomitrium lanuginosum* (7—15 %), *Cetraria delisei* (7—20 %), *Luzula confusa* (5—10 %),

ТАБЛИЦА 2

Список растений, найденных на горе Малахатын-Тас и на южном побережье Земли Бунге в 1974 и 1975 гг.

Вид	Малахатын-Тас	Земля Бунге
Цветковые		
Alopecurus alpinus Smith	0	0
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.		0
Dupontia fisheri R. Br.		0
Deschampsia brevifolia R. Br.		0
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	0	0
Poa sp.		+
Puccinellia phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr.		+
Carex stans Drej.		+
Juncus biglumis L.		0
Luzula confusa Lindb.		0
L. nivalis (Laest.) Spreng.		0
Salix polaris Wahlenb.	+	+
Oxyria digyna (L.) Hill.		0
Stellaria edwardsii R. Br.	+	0
S. humifusa Rottb.		+
Cerastium beeringianum subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.		0
C. regelii Ostenf.	+	
Sagina intermedia Fenzl		+
Ranunculus sabinii R. Br.		0
R. pygmaeus Wahlenb.		+
R. sulphureus C. J. Phipps	+	
Papaver polare (Tolm.) Perf.		0
Cardamine bellidifolia L.		+
Cochlearia groenlandica L.		0
Draba macrocarpa Adams	0	
D. alpina L.	+	
D. oblongata R. Br. ex DC.	0	
Draba sp.	+	
Saxifraga foliolosa R. Br.	0	+
S. hyperborea R. Br.	+	+
S. nivalis L.	0	
S. cernua L.	+	
S. oppositifolia L.	0	
S. cespitosa L.	+	
S. spinulosa Adams	0	
Potentilla hyparctica Malte		0
Всего	17	25
Листостебельные мхи		
**Andreaea rupestris* Hedw.	+	
Ditrichum flexicaule (Schleich.) Hampe	0	0
Distichium capillaceum (Hedw.) Br., Sch. et Guemb.	0	
Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb.	0	
Schistidium gracile (Schleich.) Limpr.	0	
Racomitrium canescens (Hedw.) Brid.	0	
R. lanuginosum (Hedw.) Brid.	0	+
Bryum cryophilum O. Mart.	0	
Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.	0	
Drepanocladus revolvens (Turn.) Warnst.	+	
Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske	+	
Orthothecium chryseum (Schwaegr.) Br., Sch. et Guemb.	0	
**O. rufescens* (Brid.) Br., Sch. et Guemb.	+	
Hylocomium splendens var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr.	0	
Всего	14	2
Печеночные мхи		
Lophozia wenzelii (Nees) Steph.		+
Orthocaulis quadrilobus Buch	0	
Chandonanthus setiformis (Ehrh.) Mitt.	0	
Sphenolobus minutus (Crantz.) Steph.	+	+

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Малахатын-Тас	Земля Бунге
Cephaloziella arctica Bryhn et Douin	+	0
**Marsupella emarginata* (Ehrh.) Dum.		+
Gymnomitrium corallioides Nees		0
G. concinnatum var. *intermedium* Limpr.		0
Всего	4	6
Лишайники		
Sphaerophorus fragilis (L.) Pers.	0	
S. globosus (Huds.) Vain.	0	+
Peltigera aphthosa (L.) Willd.		+
P. canina (L.) Willd.		+
Solorina bispora Nyl.		+
**Lopadium pezizoideum* (Ach.) Koerb.	+	
**Hypogymnia encausta* (Sm.) W. Wats.	+	
H. subobscura (Vain.) Poelt	+	
Parmelia omphalodes (L.) Ach.	0	+
**P. saxatilis* (L.) Ach.	+	
Parmelia sp.	+	
Asahinea chrysantha (Tuck.) Culb. et Culb.		+
**Cetraria andrejevii* Oxn.	+	+
**C. commixta* (Nyl.) Th. Fr.	+	
C. cucullata (Bell.) Ach.	0	0
C. delisei (Bory) Th. Fr.	0	0
C. hepatizon (Ach.) Vain.	0	
C. islandica (L.) Ach.	0	
**C. nigricans* (Retz.) Nyl.	+	
C. elenkinii Krog	0	
C. tilesii Ach.	0	
C. nivalis Ach.	0	
Dactylina arctica (Hook.) Nyl.	0	0
D. ramulosa (Hook.) Tuck.	0	
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.	0	0
A. ochroleuca (Hoffm.) Mass.	0	+
Cornicularia divergens Ach.	0	+
**Pseudephebe minuscula* (Nyl. ex Arnold) Brodo et Hawksw.	+	
Stereocaulon alpinum Laur.	0	0
Cladina arbuscula (Wallr.) Hale et W. Culb.		+
C. rangiferina (L.) Harm.		0
Cladonia amaurocraea (Flk.) Schaer.		+
C. pyxidata (L.) Hoffm.	0	+
Cladonia sp.	+	
**Siphula ceratites* (Wahlenb.) Fr.		+
Thamnolia vermicularis (Sw.) Ach. ex Schaer.	0	0
Umbilicaria cylindrica (L.) Del.	+	
U. torrefacta (Lightf.) Schrad.	+	
Ochrolechia frigida (Sw.) Lynge	0	+
**Caloplaca tetraspora* (Nyl.) Oliv.	+	
**Xanthoria elegans* (Link.) Th. Fr.	+	
Всего	33	21

Примечание. Кружком (нуль) отмечены виды, упоминавшиеся Б. Н. Городковым (1956). Звездочкой отмечены виды, новые для о. Котельного. Список лишайников приводится по системе J. Poelt (1973).

Parmelia omphalodes (до 5 %). Кроме названных видов, в сообществе отмечены цветковые — *Luzula nivalis*, *Saxifraga foliolosa*, *S. hyperborea*, *Juncus biglumis*, *Oxyria digyna* (встречается изредка, отдельными куртинками), лишайники — *Cetraria andrejevii*, *Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica*, *Sphaerophorus globosus*, *Cladina arbuscula*, *Alectoria nigricans*, *Cladonia pyxidata*, *Stereocaulon alpinum*, *Cornicularia divergens*, *Ochrolechia frigida*, *Asahinea chrysantha*, *Solorina bispora*.

На поверхности приморской равнины в незначительных понижениях-просадках располагаются довольно крупные (до 70 м в диаметре) водоемы. Вокруг них формируются дюпонциево-дитрихово-печеночниково-лишайниковые группировки с господством видов родов *Cetraria* и *Cladina*. В частности были отмечены *Cetraria andrejevii*, *C. delisei*, *Cladina rangiferina*, а также *Thamnolia vermicularis*, *Sphaerophorus globosus*, *Peltigera aphthosa*. Проективное покрытие лишайников достигает 50 %. Печеночные мхи (*Gymnomitrium corallioides*, *Cephaloziella arctica* и др.) имеют примерно такое же покрытие. Листостебельные мхи (среди них преобладает *Ditrichum flexicaule*) растут в виде отдельных округлых куртин. Цветковые представлены *Dupontia fisheri*, на одном участке был найден в вегетативном состоянии *Carex stans*.

Итак, отметим следующие особенности состава растительности в окрестностях полярной станции «Земля Бунге». Мы нашли 25 видов цветковых растений. Наибольшим числом (7 видов) представлены злаки. Собран 21 вид лишайников. Главное значение как по числу видов (15), так и по участию их в растительном покрове имеют кустистые лишайники. Чаще других в группировках преобладал *Cetraria delisei*. Листостебельных мхов мало, наиболее часто встречались *Racomitrium lanuginosum* и *Ditrichum flexicaule*, эти же виды имели максимальное обилие среди мхов. Печеночные мхи (всего отмечено 6 видов) в ряде местообитаний играли ведущую роль, особенно такие виды, как *Gymnomitrium corallioides* и *Cephaloziella arctica*. В целом все растительные группировки характеризуются бедным видовым составом (в первую очередь — цветковых), господством лишайников и печеночных мхов. Интересно, что не было встречено ни одной зоогенной группировки, тогда как на о. Котельном в приморских местообитаниях они обычное явление. Таким образом, на горе Малахатын-Тас и Земле Бунге мы отметили при описаниях 36 видов цветковых растений. Особенно интересны обнаружение цветковых (*Saxifraga hyperborea*) на самой высокой точке о. Котельного и находка редкого для острова вида *Carex stans* на побережье Земли Бунге. В собранных образцах определены 14 видов листостебельных мхов, причем 2 вида — *Andreaea rupestris* и *Orthothecium rufescens* — не указывались ранее для о. Котельного (Городков, 1956; Абрамов, 1963). Из 8 видов печеночных мхов 7 были известны для о. Котельного (Городков, 1956; Абрамов, 1963; Жукова, Сумина, 1976), новым является вид *Marsupella emarginata*, встреченный в сборах с Земли Бунге. Список лишайников насчитывает 41 вид, 29 видов из них упоминались для о. Котельного ранее (Городков, 1956; Сумина, 1977).

Автор благодарит О. М. Афонину, А. Л. Жукову и И. И. Макарову, просмотревших и определивших гербарий листостебельных, печеночных мхов и лишайников.

Нами приводится список растений (табл. 2), найденных на горе Малахатын-Тас и на южном побережье Земли Бунге в 1974 и 1975 гг.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов И. И. Мхи Новосибирских островов. — В кн.: Новосибирские острова: Тр. ААНИИ, 1963, т. 224, с. 206—221. — *Александрова В. Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 186 с. — *Городков Б. Н.* Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). — В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 7—132. — *Городков Б. Н.* Почвенно-растительный покров острова Врангеля. — В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 5—58. — *Жукова А. Л., Сумина О. И.* К флоре печеночных мхов массивов байджарахов острова Котельного (Новосибирские острова). — Бот. журн., 1976, т. 61, № 4, с. 538—543. — *Кручинин Ю. А.* Физико-географические наблюдения на о. Котельном (район бухты Темп). — В кн.: Новосибирские острова. Тр. ААНИИ, 1963, т. 224, с. 143—165. — *Сафронова И. Н.* К флоре острова Котельный (Новосибирские острова). — Бот. журн., 1980, т. 65, № 4, с. 544—551. — *Сиско Р. К.* Новосибирский архипелаг. — В кн.: Советская Арктика. М.: Наука, 1970, с. 422—452. — *Сумина О. И.* Растительность массивов байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1977. 21 с. — *Poelt J.* Classification. — In: The Lichenes. N. Y.; London, 1973, p. 599—632.

Ленинградский государственный университет.

Получено 3 V 1982.
Повторно 23 V 1985.

УДК 581.524 : 575.4 Бот. журн., т. 71, № 7

А. А. Титлянова, С. С. Нурмедов

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ВЕЩЕСТВА И ЧИСТАЯ ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПУСТЫННОЙ ЭКОСИСТЕМЫ ТУРКМЕНИИ

A. A. TITLYANOVA, S. S. NURMEDOV. STRUCTURE OF VEGETATIVE SUBSTANCE AND NET PRIMARY PRODUCTION IN DESERT ECOSYSTEMS OF TURKMENIA

В сообществе Salsola dendroides—Eremopyrum orientale—Lepidium perfoliatum—Halocharis hispida запас растительного вещества менялся от 310 (сухой сезон) до 430 г/м² (влажный сезон). Доля надземной части составляла в среднем 29, живой фитомассы — 38 %. Чистая первичная продукция варьировала от 150 до 350 г/м²·год.

Одним из важнейших параметров, характеризующих экосистему, являются запас растительного вещества и его структура. Структура растительного вещества выражается в распределении его полного запаса по компонентам экосистемы (Базилевич, Титлянова, 1978). Помимо структуры растительного вещества, любая экосистема характеризуется также динамикой различных фракций фитомассы и мортмассы, величиной чистой первичной продукции и вкладом различных синузий в продукционный процесс.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в Юго-Западной Туркмении на Мешед-Мессерианской равнине. Район исследования характеризуется очень жарким периодом с середины мая до середины октября, когда выпадает всего лишь около 50 мм осадков. Среднегодовая температура воздуха 16.5, средняя температура января —2.3, июля — 29.5 °С. Количество осадков за различные периоды вегетационного сезона в годы исследований приведено в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Количество осадков (мм)

Годы	Зима—ранняя весна (XI—III)	Весна (IV—V)	Лето (VI—VIII)	Осень (IX—X)	За год (XI—X)
1978—1979	140.8	30.3	17.2	15.7	204.0
1979—1980	94.2	19.5	16.1	33.0	162.8
1980—1981	169.4	26.7	29.1	13.6	238.8
1981—1982	47.0	—	—	—	—

Мешед-Мессерианская равнина в средние века была сельскохозяйственной территорией, поэтому ее рельеф определяется остатками каналов древней системы орошения и состоит из валов с пологими склонами. Современные экосистемы являются стадиями сукцессии почвенно-растительного покрова от древних агроэкосистем к зональной пустыне. Почвы представлены солончаковыми глинистыми отакыренными разностями. Растительность бедна по флористическому составу и характеризуется неравномерным распределением. Земли используются как пастбища для овец и верблюдов (Базилевич, Родин, 1956).

Запас растительного вещества и чистая первичная продукция были определены в сообществе, типичном для Мешед-Мессерианской равнины: Salsola dendroides—Eremopyrum orientale—Lepidium perfoliatum—Halocharis hispida. Такие сообщества занимают вершины и верхние части склонов валов.

Запасы зеленой фитомассы сосудистых растений картировали на трансекте (длина 250, ширина 4 м), который начинается на вершине вала и протягивается по склону к депрессии. Картирование проводили дважды в сезон: в апреле, в момент максимального развития эфемеров, и в июне при максимальном развитии *Halocharis hispida*. Надземную фитомассу оценивали визуально по 6-балль-

ной шкале в апреле (нет сосудистых растений, очень бедно, бедно, средне, богато, очень богато) и по 4-балльной в июне (нет сосудистых растений, бедно, средне, богато). Определяли общую площадь, которую занимает растительность с фитомассой каждого балла. Все растения *Salsola dendroides* были пересчитаны, отмечены на карте и разделены на 5 групп: всходы, подрост, экземпляры молодого, среднего и зрелого возрастов.

При отборе проб использовали площадки размером 0.25 м², по две площадки с растительностью, оцененной каждым баллом в мае и по три — в июне. Зеленые органы и ветошь определяли укосным методом. С почвы площадок, где не было цветковых растений, брали корочки, образованные синузией мхов, лишайников и водорослей. На каждой площадке собирали подстилку и отбирали почвенные монолиты (25×25×10 см) до глубины 40 см. В сентябре и ноябре пробы отбирали таким же образом на площадках, заложенных на участках с растительностью, оцененной каждым баллом в апреле.

В апреле мы выбрали вне трансекта 30 площадок (размером 0.25 м²) с растениями *S. dendroides*: по 6 площадок с модельными растениями каждой возрастной группы. Пробы фитомассы, ветоши, подстилки и почвенные монолиты до глубины 100 см отбирали на половине площадок (по 3 площадки каждой группы) в апреле и на половине — в ноябре.

Кроме того, оценивали опад побегов данного года у *S. dendroides* и выпадение растений из травостоя *H. hispida*.

После отмывки растительного материала из монолитов, высушивания и разделения по фракциям растительное вещество озолялось. Зная вес всех фракций для каждого балла растительности и площадь, занимаемую растительностью с определенным баллом, мы рассчитали запасы различных фракций, выразив их в обеззоленном органическом веществе.

Зная число растений *S. dendroides* в каждой из 5 возрастных групп и вес модельных растений каждой из групп, рассчитали запасы фитомассы этого вида (в обеззоленном веществе).

Терминология и методы оценки первичной продукции

Фитомасса — живые органы растений; мортмасса — мертвый растительный материал; растительное вещество — фитомасса+мортмасса; G_{max} — максимальный запас надземной фитомассы; R_{max} — максимальный запас подземной фитомассы; NPP — чистая первичная продукция; ANP — надземная чистая первичная продукция; BNP — подземная чистая первичная продукция.

Величина NPP зависит от способа ее оценки. Мы использовали следующие методы расчета.

$$\text{ANP эфемеров} = G_{max} \text{ эфемеров},$$
$$\text{ANP } H.\ hispida = G_{max}\ H.\ hispida + \text{опад},$$
$$\text{ANP } S.\ dendroides = G_{max}\ S.\ dendroides + \text{опад},$$
$$\text{BNP эфемеров} = R_{max} \text{ эфемеров},$$
$$\text{BNP } H.\ hispida = R_{max}\ H.\ hispida,$$
$$\text{BNP } S.\ dendroides = R_N - R_A + Pr_N - Pr_A + R,$$

где R_N — масса многолетних корней в ноябре; R_A — то же, в апреле; Pr_N — масса многолетних подземных стеблей в ноябре; Pr_A — то же, в апреле; R — масса однолетних корней *S. dendroides*.

NPP мхов, лишайников, водорослей равно сумме положительных приращений массы лишайников+водорослей+мхов.

Оценка BNP *S. dendroides* занижена, так как не учтены запасы корней глубже 1 м и боковых корней, выходящих за пределы учетной площадки.

Внутрисезонная и межгодичная динамика растительного вещества

Надземная фитомасса состоит из зеленых органов сосудистых растений, а также массы лишайников, мхов и водорослей. Подземная фитомасса включает в себя живые корни эфемеров, *H. hispida*, *S. dendroides* и подземные многолетние

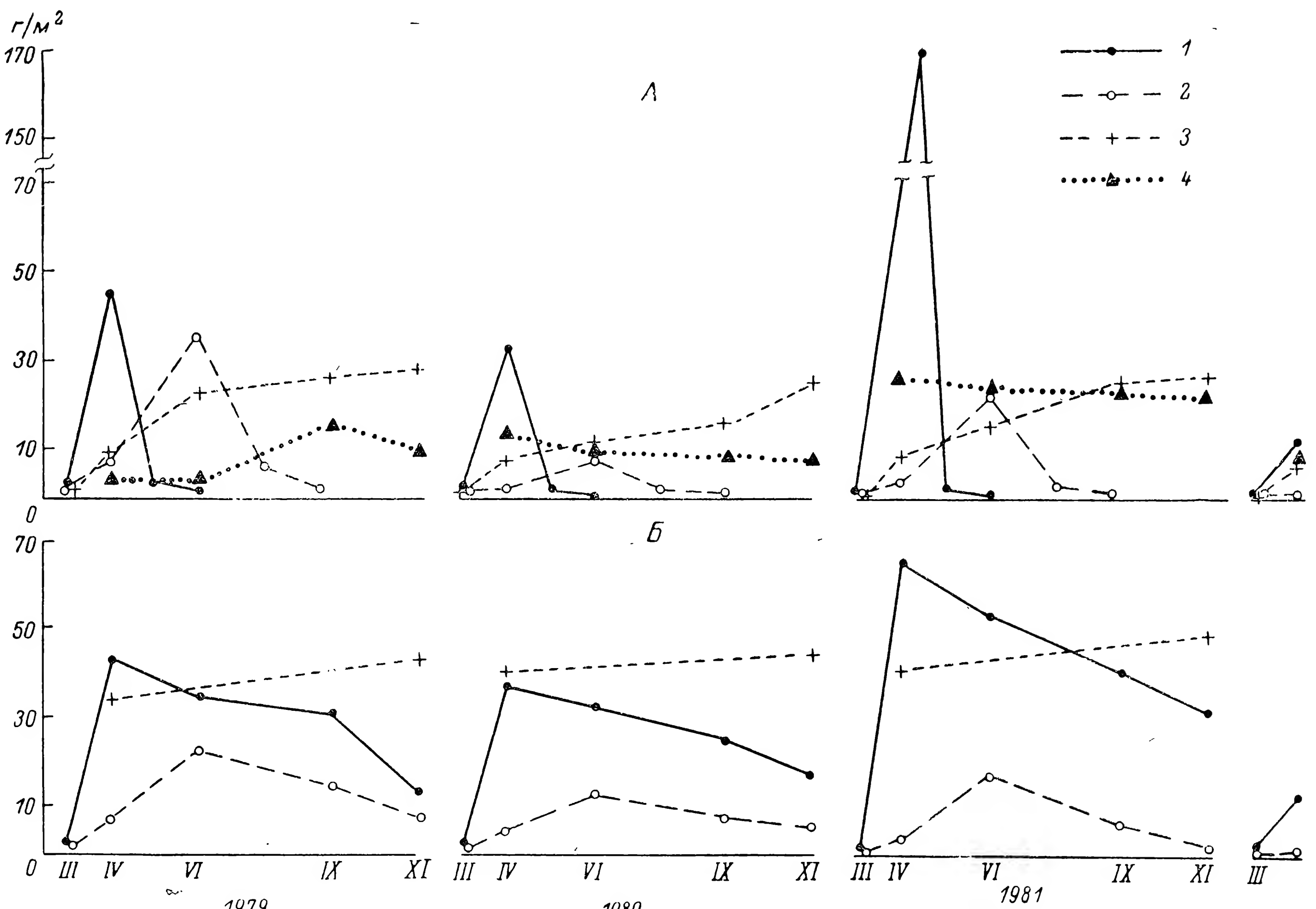


Рис. 1. Динамика надземной и подземной фитомассы.

1 — эфемеры, 2 — *Halocharis hispida*, 3 — *Salsola dendroides*, 4 — мхи + лишайники + водоросли. *А* — надземная фитомасса, *Б* — подземная фитомасса.

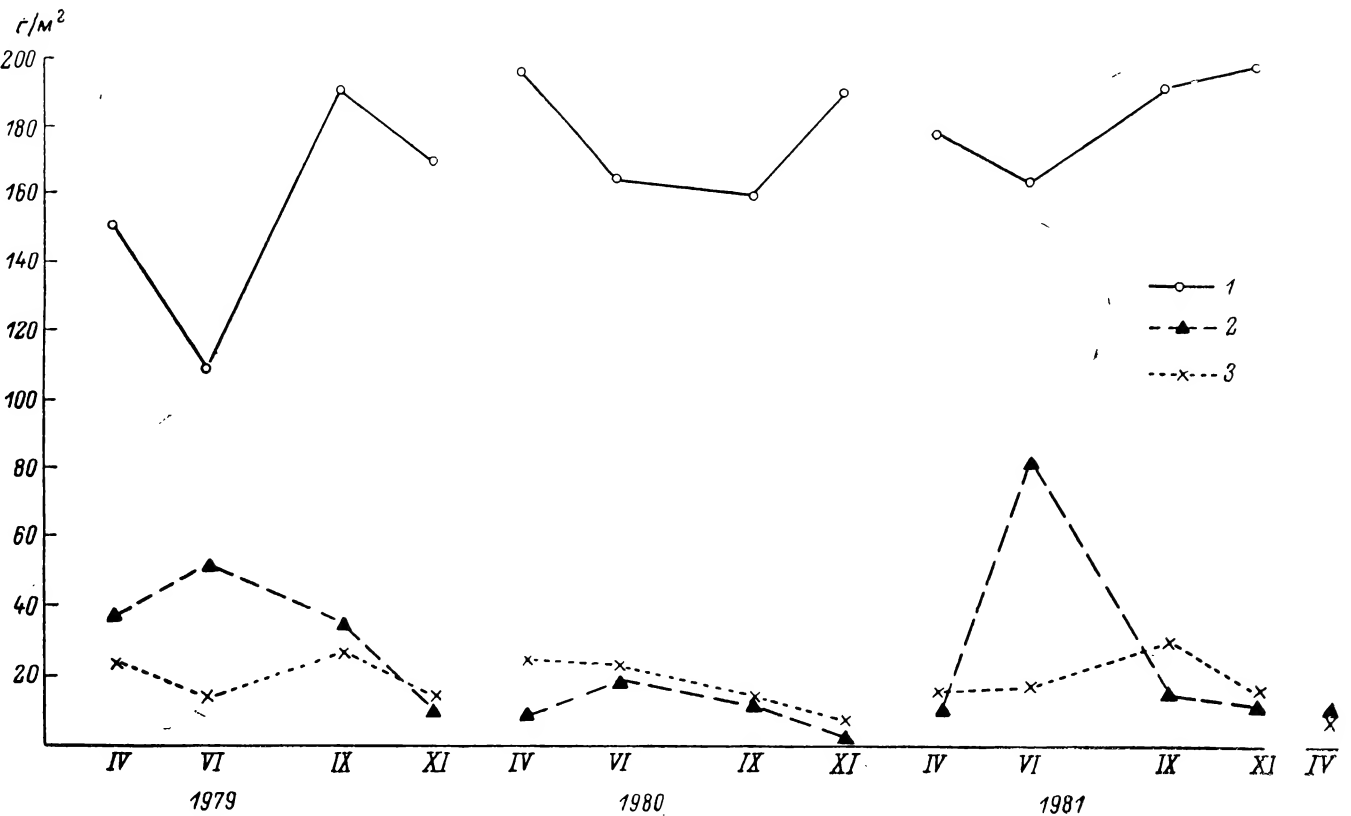


Рис. 2. Динамика надземной и подземной мортмассы.

1 — подземная мортмасса, *2* — ветошь, *3* — подстилка.

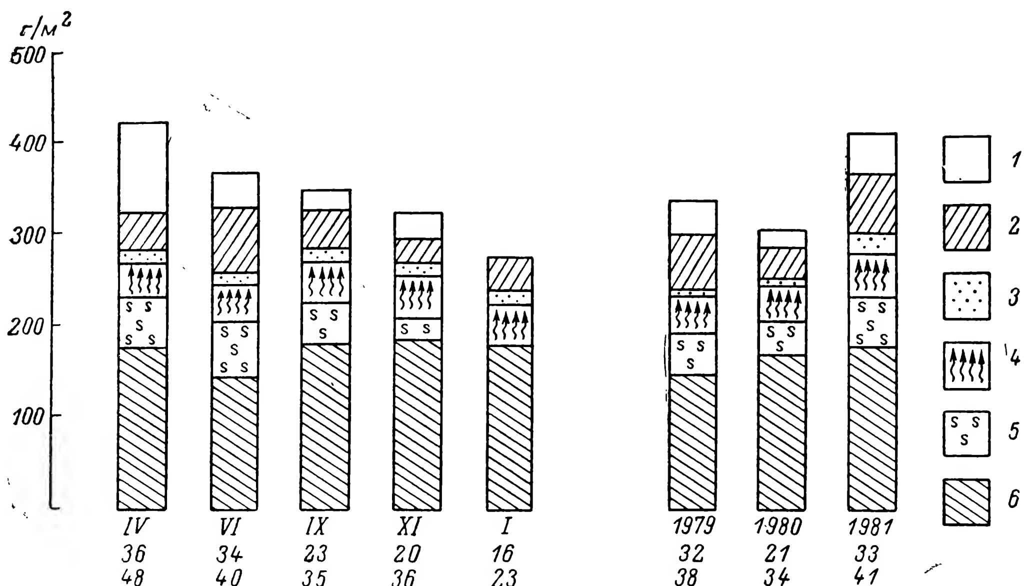


Рис. 3. Характеристика структуры растительного вещества в сообществе.

Изменения в структуре в течение года от весны к зиме и в разные годы: *1* — зеленые органы, *2* — надземная мортмасса, *3* — мхи+лишайники+водоросли, *4* — многолетние стебли и корни, *5* — однолетние корни, *6* — подземная мортмасса.

стебли последней (каудекс). В надземную часть растительного вещества входят ветошь и подстилка, в подземную — мертвые корни эфемеров, *H. hispida* и растительные остатки.

Динамика надземной фитомассы определяется ритмом развития доминирующих видов. В течение трех лет исследования (1979—1981) динамика фитомассы сосудистых растений имела один и тот же тип (рис. 1). Эфемеры достигали пика своего развития в апреле, максимум фитомассы *H. hispida* наблюдался в июне, фитомассы *S. dendroides* — в октябре—ноябре.

Динамика подземной фитомассы так же, как и надземной, определяется развитием доминантных видов. Запасы живых корней эфемеров и *H. hispida* достигали пика в фазу цветения и образования семян этих растений (рис. 1). Корни эфемеров начинали отмирать с конца апреля, корни *H. hispida* — с первых чисел июля. Вес стержневого корня и каудекса *H. hispida* незначительно увеличивался с весны до осени и затем уменьшался с осени до весны.

Возрастание запаса ветоши четко связано с отмиранием эфемеров, а ее уменьшение — с переходом в подстилку (рис. 2). Масса подстилки увеличивается в соответствии с уменьшением ветоши и уменьшается при разложении в осенне-зимний период.

Верхний слой почвы содержит большой запас мортмассы, который может изменяться в течение сезона от 100 до 200 г/м². Имеется несколько источников подземной мортмассы: мертвые корни, многолетние стебли *S. dendroides*, лишайники и надземная мортмасса, которая поступает в почву благодаря втаптыванию ее овцами и верблюдами. Запас подземной мортмассы обычно увеличивается после июня (рис. 2), когда уменьшаются запасы корней эфемеров и *H. hispida*. Снижение подземной мортмассы за счет разложения происходит, как правило, в раннелетний период. Не наблюдается определенной закономерности в изменении запасов подземной мортмассы, поскольку поступление сюда надземной фракции варьирует в течение сезона.

Изменение общего запаса растительного вещества в изучаемой экосистеме в течение года показано на рис. 3. Запас каждого компонента для определенного месяца рассчитан как среднее из трех лет. Общий запас уменьшается от весны к зиме с 450 до 280 г/м². Доли надземной части и живой фитомассы максимальны весной и плавно снижаются к зиме. Средний по сезону общий запас растительного вещества изменяется от 310 (сухой сезон) до 430 г/м²

(влажный сезон). Средневзвешенные (по сезону) доли надземного растительного вещества и живой фитомассы варьируют в годы исследования также в зависимости от увлажнения.

Таким образом, структура растительного вещества в изучаемой пустынной экосистеме характеризуется доминированием подземной части над надземной и мортмассы над фитомассой. Доля живой фитомассы изменяется от 50 до 20 % в течение сезона и максимальна весной. Изменение общего запаса растительного вещества более резко выражено во внутригодовом цикле, чем по годам.

Чистая первичная продукция

Чистая первичная продукция надземной фитомассы (ANP) в изучаемой экосистеме изменялась от 90 до 250 г/м²·год. Продукция эфемеров, величина которой зависит от зимне-ранневесенних осадков, варьировала от 14 (1982 г.) до 170 (1981 г.) г/м²·год.

В синузии эфемеров в разные годы изменяются не только ANP, но и относительное обилие видов. Число видов на трансекте варьировало от 11 до 24. *Lepidium perfoliatum* оставался основным доминантом синузии в течение всех 4 лет, его доля продукции изменялась от 33 до 70 %. Продукция второго доминанта *Eremopyrum orientale* значительно уменьшалась как в сухие, так и во влажные годы. *Leptaleum filifolium*, *Lappula simiglabra*, *Koeleria gracilis*, *Coelpinia linearis* и другие виды, присутствуя обычно лишь в малых количествах, во влажный 1981 г. увеличивали свою массу в 40 раз, долю ANP эфемеров — до 50 %. Таким образом, наиболее устойчивым продуцентом среди эфемеров оказался *Lepidium perfoliatum*.

В течение 3 лет исследования ANP *H. hispida* изменялась под влиянием поздневесенних осадков в 5 раз. В связи с малым количеством осадков 1980 г. был самым неблагоприятным для *H. hispida*. К середине июня опад достиг 40 %. Растения имели угнетенный вид, вес одного экземпляра был ниже 0.1 г и ANP *H. hispida* была наименьшей за все время исследования (табл. 2, рис. 4).

ТАБЛИЦА 2

Изменение массы *Halocharis hispida* в годы исследования

Год	Площадь трансекта, покрытая *H. hispida* в середине июня, м²	Число растений *H. hispida* на 1 м² в начале мая	Потери из покрова *H. hispida* от начала мая до середины июня, экз/м²	Вес одного растения *H. hispida* к середине июня, г	ANP, г/м² · год
1979	812.5	396	148	0.18	58.7
1980	480.8	273	105	0.09	12.3
1981	113.8	87	7	2.65	26.3

Однако величина ANP *H. hispida* находится под влиянием не только осадков, но и изменения плотности растительного покрова. Это видно при сравнении данных 1979 и 1981 гг., мало отличающихся по увлажнению в поздневесенний период (см. табл. 2).

В 1979 г., когда G_{max} эфемеров составил 47 г/м², *H. hispida* занимала 81 % площади трансекта. Плотность покрова *H. hispida* в начале мая была наивысшей для изучаемого периода — 396 экземпляров на 1 м². Дальнейшее развитие растений лимитировалось влагой. Из проростков *H. hispida*, которые были живыми в начале мая, отмерло и перешло в опад к середине июня около 40 %. Вес одного взрослого экземпляра составил 0.18 г.

В 1981 г., когда G_{max} эфемеров достиг 170 г/м², синузия *H. hispida* покрывала только 11 % площади трансекта. Густой травостой эфемеров, перехватывая свет, подавлял развитие всходов этой синузии. Недостаток света обусловил низкую выживаемость растений *H. hispida*. В середине мая на 1 м² трансекта было зарегистрировано всего 87 экземпляров, что в 4.5 раза меньше, чем в 1979 г. Однако после отмирания эфемеров выжившие растения, по-видимому,

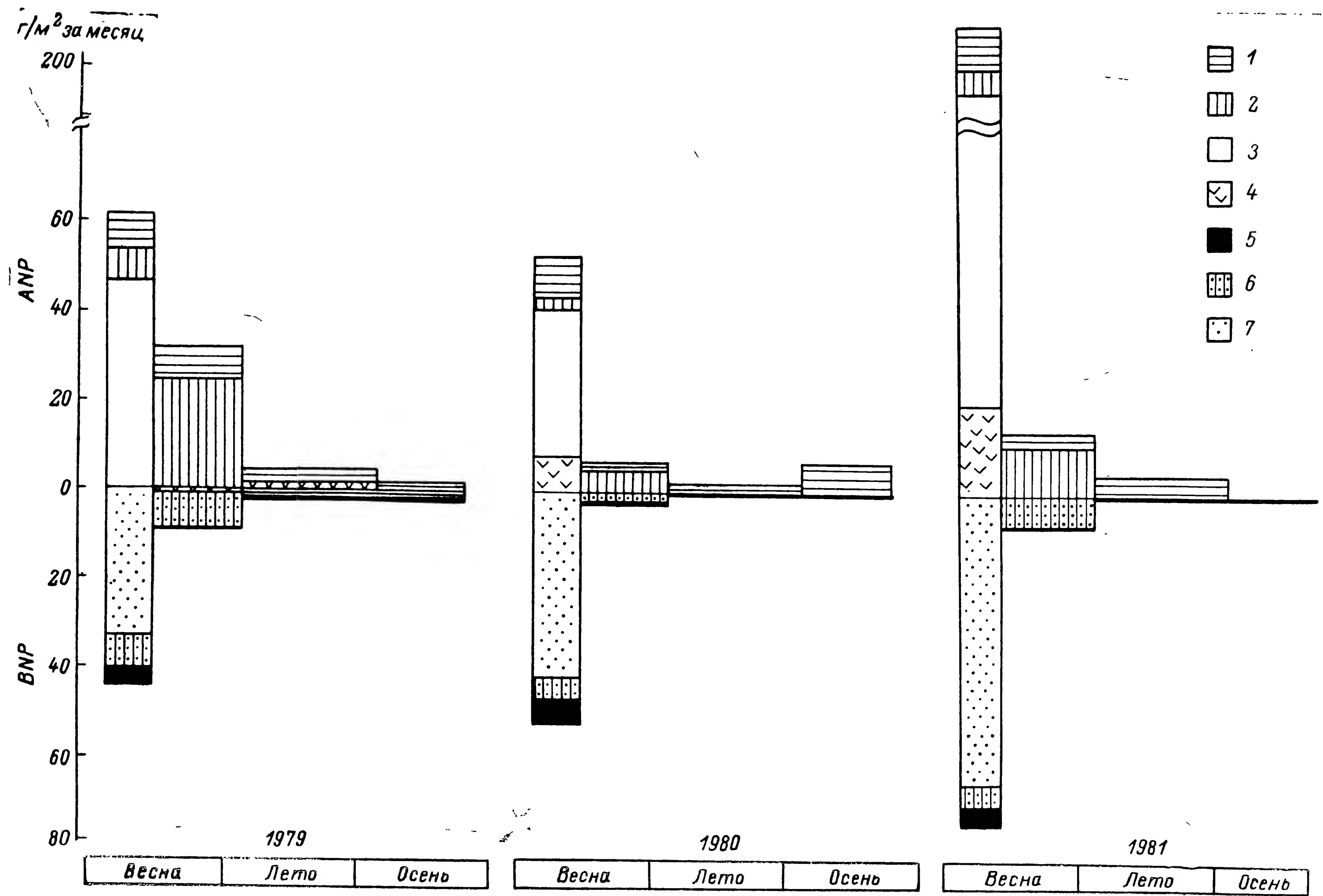


Рис. 4. Продукционный процесс в течение вегетационного сезона.

1 — ANP *Salsola dendroides*, 2 — ANP *Halocharis hispida*, 3 — ANP эфемеров, 4 — NPP мхов+лишайников+водорослей, 5 — BNP *S. dendroides*, 6 — BNP *H. hispida*, 7 — BNP эфемеров.

не страдали от недостатка влаги. Потери из покрова *H. hispida* были ниже 10 %. Вес взрослой особи достигал 2.65 г, т. е. был в 13 раз выше, чем в 1979 г. Большой вес отдельных растений привел к тому, что ANP *H. hispida* в 1981 г. была всего в 2 раза меньше, чем в 1979 г., хотя площадь, занимаемая этими растениями, уменьшилась в 7 раз.

Полукустарничек *S. dendroides* в отличие от эфемеров и *H. hispida* продуцирует органическое вещество в течение всего сезона (см. рис. 4). Осадки практически не влияют на величину его надземной продукции в связи с глубоким проникновением корней в грунт. За 3 года исследований ANP *S. dendroides* изменялась от 30.2 до 34.0 и составляла в среднем 30.8 г/м²·год.

Несмотря на то что величина ANP не зависит от выпадения дождей, ритм продукционного процесса *S. dendroides* определяется летне-осенними осадками. В 1979 и 1981 гг. основная часть ANP была создана к середине июня. В сухом 1980 г. продукционный процесс был замедлен в начале сезона и интенсифицировался осенью после осадков. Летне-осенние осадки влияют также на отмирание побегов *S. dendroides*. Опад за вегетационный сезон был равен 4.1 г/м² в 1979 г., в 2 раза больше в сухом 1980 г. и в 2 раза меньше (2.1 г/м²) во влажном 1981 г.

Таким образом, ANP *S. dendroides* изменяется от года к году незначительно. В то же время ритм процессов продуцирования и опада скоррелирован с гидротермическими условиями текущего сезона.

Чистая первичная продукция несосудистых растений включает в себя продукцию водорослей, лишайников и мхов. В течение 3 лет изучения их продукция изменялась от 7.7 до 20.6 г/м²·год и составляла от 3 до 6 % полной продукции сообщества.

Как показала З. Д. Джураева (1979), прирост лишайников в глинистых пустынях происходит очень медленно. В то же время биомасса почвенных водорослей, согласно Р. А. Османовой (1979), здесь изменяется от 50 до 125 г/м² (сухой вес). Почвенные водоросли в других пустынных экосистемах могут продуцировать ежегодно до 20 г/м² органического вещества (Rodin, 1979). Исходя из этих данных, мы полагаем, что почвенные водоросли в изучаемом сообществе создают бо́льшую часть продукции несосудистых растений.

Для несосудистых растений, так же как и для сосудистых, 1981 г. был наиболее благоприятным. В этот год продукция несосудистых растений достигла своей максимальной величины. Основная часть ANP сформировалась с ноября по апрель, в период зимне-весенних осадков (см. рис. 4).

Величина чистой подземной продукции изменяется от 77.0 до 96.2 г/м²·год и составляет от 28 до 41 % полной NPP (рис. 4). BNP эфемеров в среднем в 3 раза ниже, чем их ANP во влажный 1981 г., и эти величины почти равны в сухие года. Доля BNP *H. hispida* также возрастает при засухе. Эти результаты показывают, что роль подземной фитомассы увеличивается в сухие сезоны.

Подземная продукция *S. dendroides* изменяется от года к году незначительно и составляет всего 14—20 % полной подземной продукции (см. рис. 4). Величина BNP *S. dendroides* была почти в 3 раза ниже, чем ANP. В начале сезона (март—апрель) на стержневом корне *S. dendroides* появляются однолетние маленькие корешки. Их масса зависела от увлажнения и варьировала от 3.8 до 5.0 г/м². Она была максимальной в сухом и минимальной во влажном сезонах. Прирост стержневых корней изменялся от 6.0 до 7.2, а прирост подземных многолетних стеблей достигал 2.5 г/м²·год.

Таким образом, чистая первичная продукция пустынного сообщества Salsola dendroides—Eremopyrum orientale—Lepidium perfoliatum—Halacharis hispida изменялась от 150 до 350 г/м²·год (табл. 3). Максимальная величина продукции была во влажном 1981, минимальная — в сухом 1980 г. Увеличение NPP обусловлено всегда величиной продукции эфемеров. Ежегодно некоторая доля продукции *S. dendroides* закрепляется в приросте многолетних стеблей и корней полукустарничка. Эта доля не превышает 5 % NPP *S. dendroides*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Количество фитомассы в пустынных экосистемах различных регионов Центральной Азии варьирует от 130 до 3400, запасы мортмассы — от 60 до 900 г/м² (Rodin, 1979). Изучаемое сообщество относится к группе экосистем

ТАБЛИЦА 3

Чистая первичная продукция сообщества за 3 года

Продукция	1979	1980	1981
Полная NPP, г/м^2·год	224	153	344
ANP, % от NPP	67.7	58.8	72.1
BNP, % от NPP	32.3	41.2	27.9
NPP эфемеров, % от полной NPP	40.4	46.9	68.5
NPP *H. hispida*, % от полной NPP	36.6	16.1	12.8
NPP *S. dendroides*, % от полной NPP	19.6	31.0	12.7
NPP лишайников, водорослей, мхов, % от полной NPP	3.4	6.0	6.0

с низкими запасами фитомассы (150—200 г/м^2) и средними запасами мортмассы (160—230 г/м^2). Запасы подстилки в пустыне изменяются от 6 до 190 г/м^2, бóльшая часть подстилки аккумулируется в местах, защищенных от ветра: под кустами или в понижениях поверхности почвы (West, 1979). Так, например, масса подстилки под кустами *Artemisia tridentata* достигает 234, а между кустами — всего 16 г/м^2 (Rickard, Cline, 1970). В изучаемой экосистеме масса подстилки составляет в среднем 15 г/м^2, изменяется вдвое в течение сезона и варьирует по пространству трансекта, достигая 50 г/м^2 под *S. dendroides* и снижаясь до 4—5 на пятнах бессосудистых растений.

Пределы оценок подземной мортмассы в пустынных экосистемах, согласно Л. Е. Родину (Rodin, 1979), также очень широки — от 50 до 500 г/м^2. Наши данные совпадают с этими величинами. Подземная мортмасса в изучаемом сообществе изменяется от 100 до 200 г/м^2 в течение сезона и варьирует на различных участках трансекта от 25 до 250. Такое широкое варьирование подземной мортмассы по пространству связано с неравномерным распределением растений в пустынной экосистеме. Запасы надземной фитомассы, например в апреле 1979 г., изменялись в следующих пределах: участки, занятые низшими растениями и мхами, — 4, участки с баллом 1 — 25, с баллом 2 — 35, с баллом 3 — 50, с баллом 4 — 150, с баллом 5 — 220 г/м^2, участки с крупными экземплярами *S. dendroides* — 270 г/м^2. Неравномерное распределение растительности по пространству обусловлено, вероятно, микрорельефом, определяющим влажность и степень засоления почвы на различных участках.

Величина NPP в пустынных экосистемах варьирует очень широко. Минимальное значение ее (20 г/м^2·год) может быть в 70 раз меньше максимального (1400 г/м^2·год) (Родин, Базилевич, 1965; Rodin, 1979; Базилевич, 1984; Нечаева, 1979). Даже если пустынные сообщества относятся к одному и тому же типу, NPP этих сообществ может отличаться в 25 раз. Так, например, в типичных полукустарничковых пустынях NPP колеблется от 20 до 520, в эфемеровых пустынях — от 60 до 1030 г/м^2·год (Родин, 1984). Такая огромная разница в продукции наблюдается только в пустынях. В травяных экосистемах умеренной зоны, например, величина NPP изменяется всего лишь в 3 раза: от минимальной 700 до максимальной 2200 г/м^2·год (Базилевич, Титлянова, 1978).

В пустынных экосистемах отношение BNP/ANP (среднее для группы сообществ) изменяется в 10 раз, достигая максимума (9.0) в высокогорных терескеновых пустынях и минимума (1.0) в белосаксаульниках (Родин, 1984). Внутри отдельных групп сообществ это отношение меняется еще резче. Так, в типичных полукустарниковых пустынях величина BNP/ANP варьирует от 0.8 до 8, в эфемерово-солянковых — от 0.2 до 7.7. В галофитно-солянковых сообществах, где господствующим эдификаторным видом является *S. dendroides*, отношение BNP/ANP колеблется от 0.5 до 7.6 (Базилевич, Родин, 1956; Родин, 1984; Бердыев и др., 1979; Яруллина, 1983).

Огромная разница между величинами BNP/ANP внутри группы сообществ одинакового типа является отличительной чертой пустынных экосистем. Различные группы травяных экосистем, например, отличаются по этому признаку резко, отдельные экосистемы внутри группы — незначительно. Отношение BNP/ANP равно 1.6 в смешанных прериях (Sims, Coupland, 1979) и 10.0 в на-

стоящих степях (Титлянова и др., 1983). В то же время в группе смешанных прерий эта величина варьирует от 2.7 до 4.6, в группе настоящих степей — от 8 до 12.

Недостаток воды, как известно, главный фактор, лимитирующий продукцию в пустынных экосистемах. В некоторые годы недостаток влаги полностью подавляет рост растений, в другие засуха приходится на стадию проростков, что ведет к большой их смертности, крайне разреженному травостою и низкой продукции. Иногда же бывают годы с достаточным количеством осадков, определяющим высокую продукцию.

Большая неравномерность выпадения осадков как в пространстве, так и во времени приводит к огромной разнице в плотности растительного покрова, чистой первичной продукции и в отношении BNP/ANP в пустынных экосистемах.

Доминирующие виды деревьев, кустарников, полукустарников и кустарничков играют огромную роль в структуре и функционировании пустынных экосистем. Их действие связано как с уменьшением радиации, температуры, ветра и физического испарения, так и с накоплением органического материала (подстилки и подземной мортмассы), песка, глины под кустами и около кустов (Muller, 1953; Mott, 1972).

Наши данные подтверждают эти наблюдения и показывают, что полукустарничек *S. dendroides* аккумулирует большое количество растительного вещества на единицу площади и поддерживает определенный уровень своей продукции в годы с различным количеством осадков. Следовательно, это растение является стабильным компонентом как структуры, так и функционирования экосистемы.

Из вышесказанного можно сделать следующие выводы.

1. Структура растительного вещества в изучаемом сообществе характеризуется доминированием подземной части над надземной и мортмассы над фитомассой.

2. Полная чистая первичная продукция сообщества изменялась в различные годы в пределах 150—350 г/м^2·год. Подземная продукция составляла 30—40 % от полной, доля ее увеличивалась в сухие сезоны.

3. Наиболее стабильным компонентом сообщества является эдификатор — *Salsola dendroides*, поддерживающий определенный уровень своей продукции в годы с различным количеством осадков.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевич Н. И. Первичная продуктивность и биохимические циклы наземных экосистем СССР. — В кн.: Современные проблемы географии экосистем. М.: Наука, 1984, с. 95—101. — *Базилевич Н. И., Родин Л. Е.* О роли растительности в формировании и эволюции такыров Мешед-Мессерианской аллювиально-дельтовой равнины. — В кн.: Такыры Западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения. М.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 222—279. — *Базилевич Н. И., Титлянова А. А.* Особенности функционирования травяных экосистем (некоторые итоги работ МБП в СССР и в других странах). — Журн. общ. биологии, 1978, т. 39, № 1, с. 34—51. — *Бердыев Б. Б., Атаев Э. А., Акыев М. А. и др.* Фитоценотические особенности основных растительных сообществ Мешед-Мессерианской равнины. — В кн.: Эколого-биологические особенности доминирующих растительных сообществ Юго-Западного Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1979, с. 59—94. — *Джураева З. Д.* Прирост и биомасса эпигейных лишайников в глинистых пустынях Юго-Западного Туркменистана. — Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 1979, № 6, с. 37—42. — *Нечаева Н. Т.* Динамика продуктивности растительности. — В кн.: Продуктивность растительности Центральных Каракумов в связи с различным режимом использования. М.: Наука, 1979, с. 54—91. — *Османова Р. А.* О биомассе водорослей в почвах Мешед-Мессерианской равнины Юго-Западной Туркмении. — Почвоведение, 1979, № 8, с. 109—115. — *Родин Л. Е.* Биологическая продуктивность растительности пустынной зоны СССР. — В кн.: Ресурсы биосферы пустынь Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1984, с. 29—47. — *Родин Л. Е. Базилевич Н. И.* Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л.: Наука, 1965. 252 с. — *Титлянова А. А., Френч Н. Р., Злотин Р. И., Шатохина Н. Г.* Антропогенная трансформация травяных экосистем умеренной зоны. — Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 1983, вып. 2, с. 9—21. — *Ярулина Н. А.* Первичная биологическая продуктивность почвы дельты Терека. М.: Наука, 1983. 85 с. — *Mott J. J.* Germination studies on some annual species from an arid region of Western Australia. — J. Ecol., 1972, vol. 60, p. 293—304. — *Muller C. H.* The association of desert annuals with shrubs. — Amer. J. Bot., 1953, vol. 40, p. 53—60. — *Rickard W. H., Cline J. F.* Litter fall. — In: US—IBP Desert Biom Plant Specialists Meeting. Las Vegas, Nevada, 1970, p. 57—60. — *Rodin L. E.* Productivity of desert communities in central Asia. — In: Arid-land ecosystems: structure, functioning and manage-

ment / Eds. by D. Goodal, R. Perry. Vol. I. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1979, p. 273—298. — *Sims P. L., Coupland R. T.* Producers. — In: Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses / Ed. by R. Coupland. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1979, p. 49—73. — *West N. E.* Formation, distribution and function of plant litter in desert ecosystems. — In: Arid-land ecosystems: structure, functioning and management / Eds. by D. Goodal, R. Perry. Vol. I. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1979, p. 647—659.

Институт почвоведения и агрохимии СО АН СССР,
Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 1 IV 1985.

УДК 633.1 (584.5)

Бот. журн., т. 71, № 7

В. А. Савченко

ФОРМИРОВАНИЕ ДЕРНОВИНЫ У *BROMOPSIS TURKESTANICA* (*POACEAE*)

V. A. SAVCHENKO. TUSSOCK FORMATION IN *BROMOPSIS TURKESTANICA* (*POACEAE*)

На основании изучения структуры побегов, способов их нарастания и ветвления, формирования и отмирания многолетних органов, а также ритма сезонного развития костреца туркестанского *Bromopsis turkestanica* определена продолжительность жизни этого плотнодерновинного злака в условиях высокогорья Гиссарского хребта.

Изучение побегов и выявление закономерностей их развития у кормовых злаковых трав особенно важно потому, что именно побеги являются основой урожая. Количество и высота побегов, время их появления, расположение, фаза развития, — все это определяет структуру урожая зеленой массы растения.

Цель настоящей работы — исследование структуры надземных органов и формирования дерновины в онтогенезе *Bromopsis turkestanica* (Drob.) Holub (*Zerna turkestanica* (Drob.) Nevski).

Кострец туркестанский произрастает на каменисто-щебнистых и мелкоземистых склонах, на высоте 2300—3600 м над ур. м. Этот многолетний злак является одним из основных компонентов дерновинно-злаковых и разнотравных высокогорных степей и лугов Таджикистана. Степи из костреца туркестанского широко распространены по северному склону Туркестанского, Зеравшанского, Гиссарского, Дарвазского хребтов, а также по хр. Петра I, они утрачивают господствующее значение на Западном Памире (Овчинников, Сидоренко, 1977). Кострец туркестанский распространен и в высокогорьях Тянь-Шаня, он эндемик гор Памиро-Алая и Тянь-Шаня. Этот вид является кормовым злаком, хорошо поедается крупным рогатым скотом, лошадьми и овцами. В фазе цветения содержит (в %): протеина — 6.69, жиров — 2.63, клетчатки — 30.67, золы — 5.65, БЭВ — 45.12 (на воздушно-сухое вещество), воды — 9.24 (Овчинников, 1936).

Экспериментальная часть работы была проведена в 1977—1982 гг. на стационаре Института ботаники АН Таджикской ССР, расположенном в верховьях ущелья р. Варзоб, в районе Анзобского перевала (Гиссарский хребет) на высоте 3370 м над ур. м. Здесь кострец туркестанский образует отдельные группировки по щебнистым осыпям и занимает доминантное положение в трагакантовых сообществах из эспарцета колючего *Onobrychis echidna*. Часто входит в состав разных ассоциаций высокогорных степей, лугов и криофита в качестве ассектатора.

Климатические условия верхней части ущелья р. Варзоб можно охарактеризовать по наблюдениям метеорологической станции «Анзобский перевал». Зимние месяцы холодные, ветреные, снежные. Абсолютный минимум температуры воздуха в зимние месяцы —25 и даже в апреле температура иногда падает до —21 °С. Из-за наличия глубокого снежного покрова, в отдельных местах достигающего 3 м и более, почва зимой не промерзает, она освобождается от снежного покрова лишь на 3—5 месяцев. Снеговой покров сходит в конце мая—июне, а дни с выпадением снега (не образующего устойчивого покрова) наблюдаются и позже. Лето прохладное, сухое, нередко бывают дни, когда относительная влажность воздуха падает ниже 30 %. Сравнительно теплый период — июль и август. Температура днем поднимается до 20—22, но ночью на почве бывают заморозки до —5°. Среднегодовое количество осадков сравнительно невелико и колеблется от (200) 350 до 450 (580) мм (Щукина, 1971).

От погодных условий зависят срок наступления и длительность тех или иных фенофаз у компонентов травостоя. Обычно вегетация растений в районе Анзобского перевала начинается в июне и продолжается 3 месяца. Растительный покров, ритм его сезонного развития и природные условия района исследования охарактеризованы Н. Г. Калеткиной (1974).

Кострец туркестанский по ритму сезонного развития относится к типу летне-осеннезеленых растений. Отрастание вегетативных побегов начинается сразу же после схода снега в начале июня, отрастание генеративных побегов (фаза выхода в трубку) — 1—15 июля. Цветение продолжительное, растянутое с 20—25 (30) июля по 5—10 (15) августа. Тип цветения вечерний. Созревание и осыпание семян начинаются в середине сентября, а заканчиваются в начале октября, когда листья и побеги засохли.

Материал и методика

Побегообразование и ритм сезонного развития костреца туркестанского изучали на искусственных посевах в питомнике, где семена этого вида высевали в течение 15 лет.

Наблюдения вели стационарно, путем серийных массовых сборов разновозрастных особей в разные сроки в течение всего вегетационного периода по методу Т. И. Серебряковой (1962, 1971). Материал (свежий, спиртовой, гербарный) подвергали детальному морфологическому анализу: изучали строение системы побегов, отдельных побегов и почек, причем учитывали количественные соотношения разных типов побегов, характер ветвления, число и размеры листьев, высоту побегов, степень развития корневой системы. По результатам анализа 10—15 однородных объектов, собранных в один и тот же срок, составляли схему среднего, типичного для данного срока строения и состояния побегов. Путем массовых сравнений определяли ход заложения побегов и развертывания листьев на них во времени и коррелятивные отношения между процессами заложения органов, их роста и отмирания, т. е. изучали все детали онтогенеза побега.

Для полного представления об онтогенезе материал собирали в природных условиях, где отыскивали особи разного возраста — от проростков до старых клонов, распавшихся на отдельные части. У растений измеряли диаметр дерновины, определяли число вегетативных и генеративных побегов, их высоту, соотношение живой и отмершей частей, делали линейные промеры листьев и колосков на генеративных побегах.

Результаты исследования

Побегообразование и формирование дерновины. Дерновина растений состоит преимущественно из трициклических монокарпических побегов (по И. Г. Серебрякову, 1952, 1959). Как исключение можно отметить случаи, когда монокарпические побеги меняли цикл, развиваясь по типу дициклических. Происходит это в основном в молодых дерновинках, отличаю-

щихся большой энергией побегообразования. Г. П. Белостоков (1957), изучая плотнокустовые злаки — *Festuca sulcata*, *Stipa lessingiana* и другие виды — в условиях Западно-Казахстанской области, также отмечал изменение цикла развития их трициклических побегов до дициклических. Необходимо отметить, что часть трициклических побегов имеет неполный цикл развития, что связано с недостаточным проникновением в глубь стеблеродных (или узловых) корней парциального куста.

В своей работе мы, вслед за Белостоковым (1957), исходили из представления о следующих структурно-биологических элементах многолетнего растения: годичный побег, монокарпический побег, система монокарпических побегов — парциальный куст, система парциальных кустов, составляющая структуру растения в целом.

Формирование новых побегов в дерновине костреца туркестанского происходит в результате интравагинального ветвления. Вновь возникающие побеги имеют апогеотропное направление роста.

Годичный побег (побег возобновления) несет двукилевой предлист (0.2—0.3 см), один чешуевидный лист (0.5—0.7 см), переходной лист (с недоразвитой листовой пластинкой 2—3 см), 3—4 листа с вполне развитыми листовыми пластинками (настоящие листья, 4—4.5 (5.5) см). Почки возобновления формируются в пазухе переходного листа и двух-трех нижних настоящих листьев.

Монокарпический побег в первый год жизни образует розеточную часть с 5—6 (8) листьями и 3—4 почками возобновления. На второй год происходит дальнейшее формирование розеточной части: образуются еще 5—6 листьев и 2—4 почки возобновления. На третий год жизни побег переходит к цветению. Генеративный годичный побег полурозеточный (Серебрякова, 1971), имеет по 2 листа на укороченной и удлиненной частях.

Монокарпические побеги можно рассматривать как начальную стадию формирования парциального куста. В дерновине или кусте злаков парциальный куст — основная крупная структурная единица (Белостоков, 1957; Серебряков, 1959; Стешенко, 1963; Борисова, Попова, 1971). Во многих работах, посвященных изучению онтогенеза побегов, хода побегообразования и ритма развития злаков в природных условиях, в качестве основного объекта изучения фигурировали именно парциальные кусты взрослых цветущих особей (Серебряков, 1947; Стешенко, 1952, 1962; Серебрякова, 1955, 1956, 1964; Денисова, 1960).

Парциальный куст дерновинных злаков образуется в результате кущения материнского побега. Побеги кущения формируются одновременно с развитием материнского побега и представляют собой по отношению к нему побеги возобновления соответствующего порядка.

У костреца туркестанского как в питомнике, так и в природных условиях кущение наблюдается в первый год жизни растения. В течение первого вегетационного сезона развивается главный побег высотой 8—10 (15) см и формируются 3—4 боковых побега возобновления 1-го порядка. Кущение начинается в начале августа. Боковые побеги формируются сначала в пазухе переходного листа, а затем поочередно — в пазухах 1-го, 2-го и 3-го настоящих листьев. В конце августа этого же года в пазухах переходного и нижнего настоящего листьев у каждого дочернего побега закладываются почки возобновления, которые разовьются в побеги 2-го порядка весной следующего года. Побег возобновления 1-го порядка, появившийся в пазухе листа, не имеет еще своих корней. Укоренение дочернего побега двумя стеблеродными корнями начинается через 15—20 дней после появления его из листового влагалища.

Таким образом, к осени первого года вегетации костреца туркестанского наблюдается образование дерновинки (первичного куста) с 3—4 побегами возобновления 1-го порядка, корневая система которой состоит из 3—4 длинных (12—18 см), но тонких зародышевых и 6—8 (10) коротких (0.3—0.8 см), но более толстых стеблеродных корней. У многолетних растений отмечено только весеннее прегенеративное кущение побегов. Дерновина плотнокустового злака слагается из парциальных кустов. Изменение интенсивности развития парциального куста отражает изменение жизнедеятельности системы органов растения, происходящее в период взросления, максимального развития и старения.

Онтогенез

В своем развитии особи костреца туркестанского проходят ряд периодов и возрастных состояний, в названии которых принята терминология Т. А. Работнова (1950) и А. А. Уранова (1975).

Период первичного покоя (латентный)

Цветение популяции костреца туркестанского довольно растянуто (15—20 дней), но цветение одной метелки протекает всего за 3—5 (7) дней. Зерновки созревают также очень быстро — в течение 10—12 дней, семена — в течение 30—40 дней и осыпаются в середине сентября. Созревшие семена имеют высокий процент всхожести. Грунтовая всхожесть свежесобранных семян в условиях Анзобского перевала варьирует от 30 до 59 %.[1] В отдельные годы она достигает максимума — 62 % (1971 г.), в другие падает до минимума — 4—5 % (1967, 1968 гг.). Лабораторная всхожесть семян колеблется от 34 до 91 %. Зерновки, осыпавшиеся в сентябре, прорастают весной. Латентный период их в условиях Гиссарского высокогорья длится 8—9 мес.

Прегенеративный (виргинильный) период

Всходы. Набухание и прорастание зерновки до образования зародышевого корешка, появления колеоптиле и первого листа мы наблюдали в лабораторных условиях, результаты которых подтвердились и при посеве семян в грунт в естественных условиях.

Смена набухают 7—8 дней. Прорастание их, как и других злаков в естественном травостое и посеве (Овеснов, 1961; Курченко, 1967), начинается с вытягивания колеоризы, которая достигает 3—4 мм и густо покрывается волосками. На 2-й день появляются зародышевый корешок и колеоптиле. На 5—7-й день колеоптиле прекращает рост при длине 2—2.5 см. Таким образом, длительность этого возрастного состояния — 5—7 (10) дней. В это время всходы состоят из колеоптиле, зародышевого слабоветвистого корня длиной 6—7 см и щуплой, коричневого цвета зерновки. В естественных условиях и в посевном питомнике всходы появляются вскоре после схода снега.

Проростки. При дальнейшем развитии всходы превращаются в проростки. Изучение проростков вели на посевных делянках и материале, собранном в естественных условиях. На 10—15-й день проросток высотой 5—6 см состоит из живого колеоптиле, двух переходных листьев (с недоразвитой листовой пластинкой) и одного-двух настоящих листьев (рис. 1, *А*). В месячном возрасте проросток достигает 8—10 см высоты и имеет 2 переходных и 2—3 настоящих листа длиной 5—8 см, главный зародышевый корень, который уже не растет, и 2 придаточных корня длиной 3 и 5 см, которые начинают ветвиться. Колеоптиле начинает засыхать. Зерновка в это время совершенно пустая, но связь с нею еще не потеряна. В пазухе первого переходного листа закладывается почка возобновления. Она хорошо заметна под бинокуляром. Длительность возрастного состояния — 25—30 (35) дней.

Ювенильные растения. Главный побег с 5—6 листьями. Колеоптиле засохло в первой декаде июля. Зародышевый корень начинает отмирать. Интенсивно формируются придаточные корни, которые проникают вглубь на 10—12 см. Усиливается их ветвление до 2—3-го порядков. Покровы зерновки разрушаются. Главный побег, увеличиваясь в высоту до 10—12 см, формирует в пазухе 2-го переходного листа, а затем в пазухе 1-го и 2-го настоящих листьев почки возобновления (рис. 1, *Б*). Длительность ювенильного состояния — 1—1.5 месяца.

Имматурные растения представляют собой формирующийся первичный куст: главный побег (10—15 см) имеет 2 переходных листа и 7—8 настоящих. Длина листовых пластинок 7—8, ширина 0.5 см. В пазухах переходных листьев находятся почки возобновления, которые дадут боковые побеги.

---

[1] Неопубликованные данные, любезно предоставленные нам Н. Г. Калеткиной.

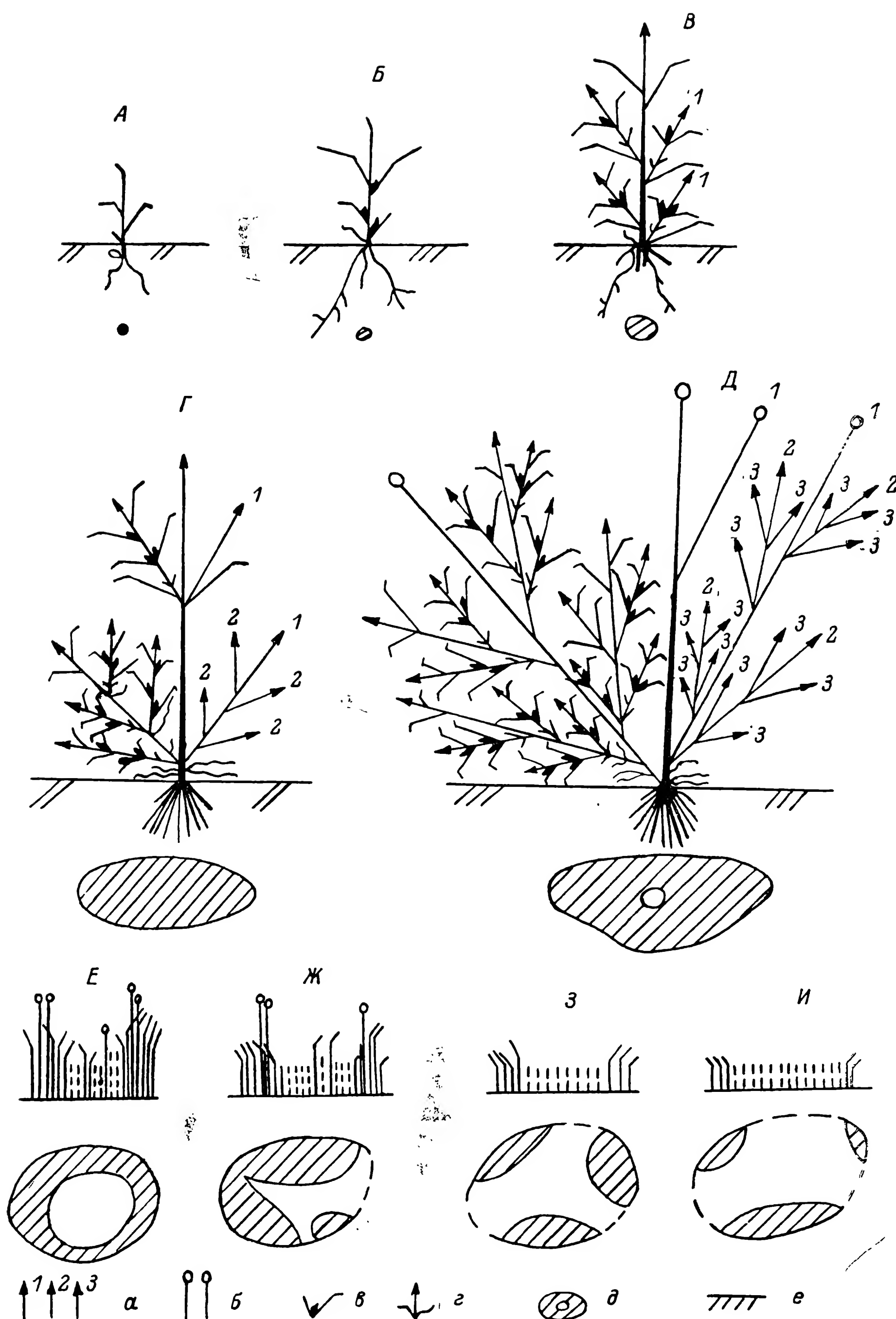


Рис. 1. Схема строения куста (вертикальный срез) и возрастных состояний *Bromopsis turkestanica*.

Возрастные состояния: *А* — проросток, *Б* — ювенильное растение, *В* — имматурное, *Г* — молодое вегетативное, *Д* — молодое генеративное, *Е* — средневозрастное генеративное, *Ж* — старое генеративное, *З* — субсенильное, *И* — сенильное растения. *а* — вегетативные побеги возобновления 1-го, 2-го и 3-го порядков; *б* —генеративные побеги; *в* — почка возобновления; *г* — вегетативный побег с живыми и отмершими (*волнистая линия*) листьями; *д* — проекция дерновины с отмершей центральной частью; *е* — уровень поверхности почвы.

В конце имматурного состояния растение имеет дерновинку диаметром 1.5—2 см. В первичном кусте, кроме главного, формируются 2—4 дочерних побега и на них 6—8 почек возобновления. Побеги кущения укореняются стеблеродными корнями, образующимися в узлах кущения (рис. 1, *В*). Длительность имматурного состояния — 1.5—2 мес.

Молодые вегетативные растения — это растения второго года жизни (рис. 1, *Г*). Они образуют небольшую (3—5 см в диам.), довольно плотную дерновину, состоящую из однолетних и двулетних вегетативных побегов. Высота растения 15—20 см. Число побегов в дерновине колеблется в зависимости от места произрастания особи. На посевных делянках развивается более мощная дерновина с 15—20 побегами. В естественных условиях произрастания — на мелкощебнистых почвах и крутых склонах — развивается дерновина диаметра 2—3 см с числом побегов разного порядка не более 15. Листья первого года жизни на второй год полностью разрушаются и «одевают» основание побега темно-бурыми пленчатыми остатками влагалищ. Полностью отмерших побегов в дерновинах практически нет. Длительность возрастного состояния молодых вегетативных растений — 1 год.

Генеративный период

В природных условиях генеративный период наступает на третьем году жизни растения (дис. 1, *Д*). В питомнике генеративные побеги могут появиться на втором году: в отдельных мощно развитых дерновинах развиваются низкорослые (20—28 см) 2—3 генеративных побега с недоразвитой стерильной метелкой.

Молодые генеративные растения имеют плотную компактную дерновину (рис. 2) размером 4.5—8 (14) см в диам. Высота генеративных побегов 40—65 (80) см. Они составляют 15—23 % от общего числа побегов. Соцветие хорошо развито, длиной до 10 см. Вегетативные побеги высотой 15—20 см. Длина листовых пластинок 8—12, ширина 0.4—0.5 см. Почек возобновления очень много; побеги возобновления интравагинальные, распределены равномерно по всей дерновине. Ветошь (отмершие части) составляют 5—10 %. Корневая система мочковатая. Корни тонкие, 0.2—0.3 см в диаметре, светло-желтые и светло-коричневые, гладкие (без шелушения). Длина корней 12—20 см. Они почти не ветвятся. Длительность возрастного состояния — 2—4 года.

Средневозрастные генеративные растения достигают максимального развития: диаметр дерновины 9—17 (22), высота генеративных побегов до 100 см, число их составляет 25—35 % от общего числа побегов и распределены они в основном по периферии дерновины. Соцветие крупное, многоцветковое, 10—13 см дл. Вегетативные побеги высотой 18—25 см; длина листовой пластинки 12—16, ширина 0.5—0.6 см. Почки возобновления по 2—4 на каждом побеге закладываются в основном на побегах, расположенных по периферии дерновины. Ветошь составляет 30—50 % от общего числа побегов и сосредоточена в центральной части дерновины вперемежку с угнетенными вегетативными и генеративными побегами. Здесь из-за накопления отмерших остатков почки возобновления угнетаются и в отдельных парциальных кустах не закладываются. Происходит также отмирание вегетативных побегов (см. рис. 1, *Е*). Корневая система мочковатая, состоит из множества тонких, слабоветвящихся корней длиной 18—20 (30) см. Основная масса корней сосредоточена в горизонте 5—15 см. Продолжительность этого возрастного состояния — 5—6 лет.

Старые генеративные растения. Дерновина теряет физическую целостность и распадается на отдельные партикулы, которые расположены близко (2—4 см) друг от друга. Диаметр распавшейся дерновины (клона) равен 8—14 (16) см. Отмершие участки дерновины (ветошь) составляют 60—70 %. Генеративные побеги слаборазвитые, малоцветковые, с небольшой (3—6 см) метелкой не превышают 4—6 % от общего числа побегов, высота их 35—45 см. В дерновине преобладают вегетативные с неполным циклом развития побеги высотой 14—16 см. Длина листовой пластинки 8—10, ширина 0.2—0.3 см.

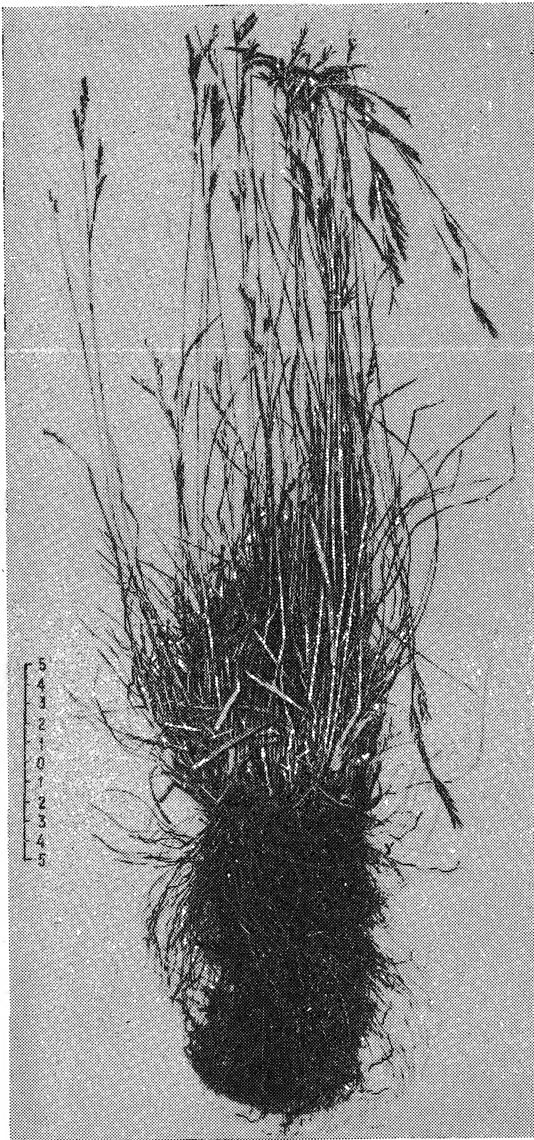


Рис. 2. Молодое генеративное растение *Bromopsis turkestanica*.

Почек возобновления очень мало и расположены они в основном на побегах, сосредоточенных по внешнему краю (см. рис. 1, *Ж*). Корни тонкие, ветвятся только в нижней части, их длина 13—16 см. Продолжительность возрастного состояния старых генеративных особей — 6—8 лет.

Постгенеративный период

Субсенильные растения. В центральной части клона образуется плешина (некротизированная зона) из отмерших партикул (см. рис. 1, *З*). Процессы отмирания резко превышают процессы нарастания. Партикулы относительно далеко (3—6 см) отстоят друг от друга; каждая из них имеет 5—7 (10) одиночных вегетативных побегов или простых парциальных кустов. Вегетативные побеги высотой 6—8 см. Длина листовой пластинки 5—7, ширина 0.3—0.4 см. Ветошь и отмершие парциальные кусты составляют 80—85 % всей дерновины. Корни тонкие, мочковатые, не ветвятся, темно-коричневые, длиной 7—10 см.

В данном состоянии растение может образовать в некоторые годы слабые, недоразвитые генеративные побеги. Высота их 9—15 (20) см. Соцветие длиной 3—5 см с мелкими недоразвитыми цветками. Семена, как правило, не завязываются. Продолжительность этого возрастного состояния — 2—4 года.

Сенильные растения существуют в виде отдельных партикул, расположенных по периферии некогда большой дерновины (см. рис. 1, *И*). Партикулы находятся на расстоянии 5—8 (10) см друг от друга, представлены единичными слабыми розеточными вегетативными побегами. Высота их 4—6 см. Листовая пластинка короткая, узкая, ювенильного типа. Почек возобновления почти нет. Корни длиной 7—10 см, тонкие, темно-коричневые. Продолжительность возрастного состояния — 2—3 года.

Таким образом, в результате развития особей костреца туркестанского наблюдаются изменения структуры дерновины, которые легли в основу выделения периодов и возрастных состояний.

Период первичного покоя (латентный) продолжается 8—9 мес.; прегенеративный (виргинильный) период — 2 года; генеративный период (молодые, средневозрастные, старые) — 13—18 лет; постгенеративный период (субсенильные и сенильные растения) — 4—7 лет.

Онтогенез костреца туркестанского в условиях естественного произрастания продолжается 20—25 (30) лет.

При определении фенотипического состава популяции костреца туркестанского в разнотравно-злаково-эспарцетовой ассоциации мы учитывали 3 возрастных периода: виргинильный, генеративный и постгенеративный. В 1983 г. на 1 м² насчитывалось 11 особей костреца туркестанского, из которых 23 % составили виргинильные растения, 43 — генеративные и 34 — постгенеративные.

ЛИТЕРАТУРА

Белостоков Г. П. К побегообразованию плотнокустовых злаков. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 8, с. 1267—1277. — *Борисова И. В., Попова Т. А.* Возрастные этапы формирования дерновинных степных злаков. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 5, с. 619—626. — *Денисова Г. М.* Некоторые особенности побегообразования у *Poa alpina* L. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 10, с. 1552—1554. — *Калеткина Н. Г.* Сезонное развитие растительности субальпийской разнотравной степи и криофильной пустоши Гиссарского хребта. — В кн.: Растительность Таджикистана и ее освоение. Душанбе: Дониш, 1974, с. 7—41. — *Курченко Е. И.* Развитие дерновины лисохвоста влагалищного (*Alopecurus vaginatus* Pall.) в горном Крыму. — В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяции цветковых растений. М.: Наука, 1967, с. 52—69. — *Овеснов А. М.* Морфология прорастания семян дикорастущего костра безостого. — Изв. Естест.-науч. ин-та при Пермском ун-те им. А. М. Горького, 1961, т. 14, № 5, с. 63—84. — *Овчинников П. Н.* Материалы к характеристике естественных кормов Таджикистана. — Тр. Тадж. базы АН СССР, 1936, т. 2, с. 7—42. — *Овчинников П. Н., Сидоренко Г. Т.* Природные условия Таджикистана в связи с особенностями его растительного покрова. — В кн.: Пастбища и сенокосы Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1977, с. 7—46. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. БИН АН СССР, 1950, сер. 3, Геоботаника, вып. 6, с. 5—204. — *Серебряков И. Г.* О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. — Вест. МГУ, 1947, № 6, с. 75—108. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 368 с. — *Серебряков И. Г.* Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. — Учен. зап. МГПИ им. Потемкина, 1959, т. 100, вып. 5, каф. ботаники, с. 147—198. — *Серебрякова Т. И.* О некоторых особенностях побегообразования у лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis* L.). — Бот. журн., 1955, т. 40, № 4, с. 570—574. — *Серебрякова Т. И.* Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оки. — Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1956, т. 97, № 3, каф. ботаники, с. 45—120. — *Серебрякова Т. И.* Побегообразование и формирование куста овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) в первый год жизни. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1962, т. 67, № 6, с. 81—95. — *Серебрякова Т. И.* Формирование куста и клона у костра безостого (*Bromus inermis* Leyss.). — Бот. журн., 1964, т. 49, № 1, с. 39—51. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 358 с. — *Стешенко А. П.* О биологии и продолжительности жизни ковыля галечного в условиях высокогорий Памира. — Изв. АН ТаджССР, отд. ест. наук, 1952, № 1, с. 41—49. — *Стешенко А. П.* Биология и рост луговых растений Памира. — Тр. Бот. ин-та АН ТаджССР, 1962, т. 18, с. 141—171. — *Стешенко А. П.* Морфология и некоторые данные о возрасте и длительности жизни многолетних травянистых растений лугов Памира. — Тр. Памир. биол. станции, 1963, т. 1, с. 204—242. — *Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Научн. докл. высш. шк., Биол. науки, 1975, № 2, с. 7—33. — *Щукина О. Е.* Природные особенности ущелья р. Варзоб. — Тр. Ин-та бот. АН ТаджССР, 1971, т. 22, с. 20—32.

Институт ботаники АН ТаджССР,
Душанбе.

Получено 25 XII 1984.

УДК 581.524.44

Бот. журн., т. 71, № 7

Н. П. Тодария

СЕЗОННЫЙ ХОД ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ У НЕКОТОРЫХ ОРАНЖЕРЕЙНЫХ ТРОПИЧЕСКИХ И СУБТРОПИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ

N. P. TODARIA. SEASONAL PATTERN OF PHOTOSYNTHESIS AND RESPIRATION IN SOME GREEN-HOUSE TROPICAL AND SUBTROPICAL PLANTS

Сезонные изменения фотосинтеза и дыхания листьев растений 5 тропических и субтропических видов, произрастающих в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), были прослежены в течение 1984 г. Интенсивность фотосинтеза была ниже, а дыхания — значительно выше, чем приводимые в литературе. Наибольшая

интенсивность дыхания наблюдалась в мае. Экономический коэффициент фотосинтеза был небольшим из-за высоких скоростей дыхания. Повышение интенсивности света и температуры в оранжереях может дать исследованным растениям дополнительные шансы выживания и воспроизведения.

Ряд растений, произрастающих в оранжереях ботанических садов, происходит из тропических и субтропических областей. Исследование сезонных изменений фотосинтеза и дыхания у таких растений представляет интерес, поскольку полученные данные могут охарактеризовать физиологическое состояние этих растений, показать, как они переносят условия оранжереи, и выявить, что именно надо улучшить в этих условиях. Подобные исследования позволяют также оценить способность растений приспосабливаться к условиям среды. К сожалению, фотосинтез и дыхание тропических растений еще недостаточно изучены (Inamdar, Singh, 1927; Stocker, 1935; Hiroi, Koyama, 1968; Larcher, 1969; Imai e. a., 1982). Это особенно относится к видам, содержащимся в оранжереях.

Материал и методика

Для исследования были отобраны растения трех субтропических видов — *Pachira insignsis* Sav., *Carica papaya* L., *Terminalia catappa* L. — и двух тропических — *Calophyllum inophyllum*, *Mangifera indica* L. Деревья произрастали в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) от 19 (*T. catappa*) до 30 (*P. insignsis*) лет. Они росли хорошо, были здоровы, *C. papaya*, *M. indica* и *P. insignsis* плодоносили.

Фотосинтез и дыхание определяли 5 раз на протяжении 1984 г. — в январе, мае, июле, октябре и декабре. Газообмен измеряли в замкнутой системе (Быков, 1962), используя инфракрасный газоанализатор ИНФРАЛИТ-4. Полностью сформированные листья срезали с верхушки дерева и в лаборатории помещали в ассимиляционную камеру, увлажненную смоченной фильтровальной бумагой. Ассимиляционную камеру помещали в водяную баню, температуру которой поддерживали постоянной (25 ± 0.5 °C) при помощи ультратермостата. Перед определением фотосинтеза листья выдерживали при 25 °C и интенсивности света 40 000 лк в течение 20—60 мин. Между срезанием листьев и измерениями фотосинтеза проходило от 40 (опыты с *C. papaya*) до 80 (*C. inophyllum*) мин. Источником света служила люминесцентная лампа ЛП-8. Фотосинтез измеряли при 40 000 лк и 25° после достижения постоянной скорости в течение 20—30 мин. После этого свет отключали, камеру с листом затемняли и в течение 10 мин измеряли дыхание. Таким образом исследовали фотосинтетическую и дыхательную способность листьев, на которую влияют условия произрастания и онтогенез растений.

Результаты исследования

Первая проблема, которая возникает в исследованиях этого типа, — изменения интенсивности газообмена в процессе роста листа. Полученные нами результаты относятся к физиологически зрелым листьям (кроме специально оговоренных случаев) и указывают на наличие сезонных изменений фотосинтеза и дыхания, не связанных с ростом листьев.

Сезонный ход наблюдаемого фотосинтеза показан на рис. 1. Характер изменений сохраняется, если рассчитывать интенсивность фотосинтеза на сухую массу. Максимальная интенсивность наблюдаемого фотосинтеза обнаружена у изученных растений в мае—июле. Наибольшие величины летом были у *C. papaya* и *M. indica*, но у *C. papaya* высокий фотосинтез поддерживался в течение более продолжительного времени.

Сезонный ход фотосинтеза сходен у всех изученных видов. В январе у старых листьев *C. inophyllum* и *T. catappa* скорость видимого фотосинтеза была нулевой. В случае, когда определения проводили на молодых листьях, отмечали некоторую фотосинтетическую активность (декабрь). Возраст всего растения, по-видимому, не сказывался на скорости фотосинтеза у этих растений: *P. insignsis* и *C. papaya* были одного возраста, но обнаружили большие разли-

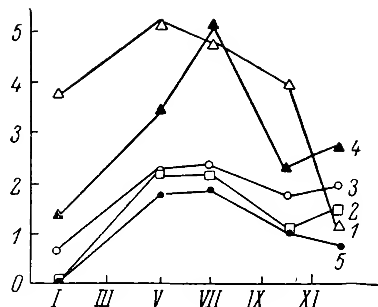


Рис. 1. Сезонный ход наблюдаемого фотосинтеза при температуре 25 °С и интенсивности света 40 000 лк.

Здесь и на рис. 2 и 3: *1 — Carica papaya, 2 — Terminalia catappa, 3 — Pachira insignsis, 4 — Mangifera indica, 5 — Calophyllum inophyllum. По оси абсцисс* — месяцы; *по оси ординат* — интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$.

чия в интенсивности фотосинтеза. Наиболее важными факторами, влияющими на скорость фотосинтеза, являются внешние условия и возраст листьев.

Динамика дыхательной способности на протяжении года показана на рис. 2. Все виды имели наибольшие скорости дыхания в мае, что, по-видимому, связано с активным ростом листьев в этот период. Самое низкое дыхание отмечено в декабре и январе. Интересно, что у субтропических видов интенсивность дыхания оказалась выше, чем у тропических. *C. papaya* имеет высокое дыхание на протяжении всего периода наблюдений. Вероятно, одной из причин этого является наибольшее по сравнению с другими видами содержание воды, что указывает на меньшее количество механических тканей в листьях этого вида (рис. 3). Более высокая дыхательная способность, отмеченная в декабре у *C. papaya*, связана с использованием для измерения у этого вида молодых (новых) листьев.

У изучаемых видов на протяжении года не было изменений в содержании воды в листьях, превышающих 5—10 % (рис. 3). Самое высокое содержание воды сохранялось у субтропических видов. Бóльшая интенсивность дыхания у *M. indica* и *T. catappa* в декабре совпадает с более высоким содержанием воды в их новых (молодых) листьях, а некоторое падение дыхания у *C. inophyllum* в декабре происходит одновременно с падением содержания воды в его листьях (рис. 3).

Экономический коэффициент фотосинтеза (соотношение интенсивности нетто-фотосинтеза и дыхания) у изученных видов составил 2—5. У *P. insignsis* коэффициент, равный 2, поддерживался на протяжении всего периода изучения, а у *M. indica*, равный 4.5, — в период с мая по октябрь. У других видов экономический коэффициент фотосинтеза колебался.

Обсуждение результатов

Полученные в наших опытах величины наблюдаемого фотосинтеза у оранжерейных растений были ниже, чем в естественных условиях. Тем не менее наши результаты сравнимы с данными, полученными другими исследователями (см. таблицу). Обычно растения, культивируемые в оранжереях, имеют более низкие скорости фотосинтеза (Hiroi, Koyama, 1968; Imai e. a., 1982). Полученная нами максимальная скорость фотосинтеза в период с мая по июль может быть отнесена за счет более благоприятных условий освещения и температуры в этот период года. Уменьшение скорости фотосинтеза осенью и зимой, по-видимому, вызвано снижением освещения и температуры в оранжереях.

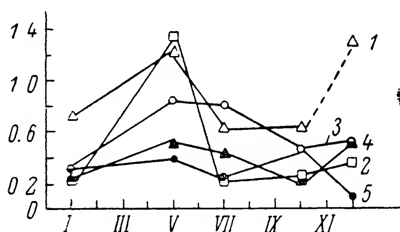


Рис. 2. Сезонный ход интенсивности дыхания при 25 °С.

По оси ординат — интенсивность дыхания, мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сыр. массы$\cdot ч^{-1}$; *по оси абсцисс* — то же, что на рис. 1.

Рис. 3. Изменения содержания воды в листьях в сезоне.

По оси ординат — содержание воды в листьях, %; *по оси абсцисс* — то же, что на рис. 1.

Максимальные величины фотосинтеза и дыхания листьев тропических растений при естественной концентрации CO_2 и температуре 20—25 °C

Виды	Фотосинтез, мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$	Дыхание, мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сух. массы $\cdot ч^{-1}$	Автор
Coffea arabica	6	—	Larcher, 1969
Theobroma cacao	6	—	
Calophyllum inophyllum	7	—	
Cassia fistula	11	—	
Carica papaya	20	—	Imai e. a., 1982
Coffea arabica	4.5	—	Nutman, 1937
Abutilon darwini	7.5	—	Stocker, 1935
Sparmannia africana	7.5	—	
Cocos nucifera	0.9	—	
Musa textilis	1.0	—	
Shiia sieboldii	2.4	0.29	Kusumoto, 1957
Eurya japonica	2.6	0.23	
Quercus glauca	3.0	0.33	
Camellia japonica	2.1	0.26	
Tradescantia albiflora	0.9	—	Hiroi, Koyama, 1968
Chlorophytum comosum	1.32	—	
Cyclamen persica	9.3	—	
Begonia corallina	1.5	—	

Интенсивность дыхания в расчете на сухой вес была в 3—4 раза выше (особенно летом) по сравнению с данными других авторов (см. таблицу). Это может быть связано с адаптацией растений к низким температурам в условиях оранжерей, что, как известно, повышает дыхательную способность.

Экономический коэффициент фотосинтеза показывает, какую часть продуктов фотосинтеза лист расходует на собственное дыхание. Этот коэффициент позволяет оценить состояние растений в различных условиях. Величина экономического коэффициента изученных нами видов очень низка по сравнению с величинами, полученными у тропических и субтропических деревьев в природе. Снижение экономического коэффициента в наших условиях вызвано более низкими интенсивностями фотосинтеза и более высокими скоростями дыхания, что свидетельствует об определенной степени угнетенности растений в оранжереях.

На основании обнаруженного повышения интенсивности дыхания можно сказать, что изученные виды все же приспосабливаются к температурным условиям оранжерей. По-видимому, энергия дыхания, которая должна была быть израсходована на рост (увеличение биомассы), была использована на поддержание жизнеспособности растения. Как результат этого плоды и цветы образовывались лишь в малых количествах, да и то только у некоторых видов. Высокие величины дыхательной способности, вероятно, могут быть снижены путем повышения температуры выращивания растений. Чтобы увеличить период, в течение которого возможна высокая скорость фотосинтеза, следует увеличить интенсивность света, доступного растению в оранжерее.

Считаю своим приятным долгом выразить благодарность правительству Советского Союза и правительству Индии за предоставленную мне возможность стажироваться в лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Быков О. Д. К анализу кинетики газообмена растений на свету. Теоретическая часть. — Физиол. раст., 1962, т. 9, вып. 3, с. 325—334. — *Быков О. Д.* К анализу кинетики газообмена растений на свету. Экспериментальная часть. — Физиол. раст., 1962, т. 9, вып. 4, с. 408—418. — *Hiroi T., Koyama H.* Photosynthetic characteristics of various greenhouse plants. — Photosynth. Solar Energy. Jap. Nar. Subcom. for PP (JPP), 1968, p. 91—92. — *Imai K., Ogura F., Murata Y.* Photosynthesis and respiration of papaya (*Carica papaya*) leaves. — Acta Oecol., Oecol. Plant., FRG, 1982, vol. 3, N 4, p. 399—407. — *Inamdar R. S., Singh B. N.* Studies in the respiration of tropical plants. I. Seasonal variations in aerobic and anaerobic respiration in the leaves of *Artocarpus integrifolia*. — J. Ind. Bot. Soc., 1927, vol. 6,

p. 133—212. — *Kusumoto T.* Physiological and ecological studies on plant production in plant communities. IV. Ecological studies on the apparent photosynthesis curve of evergreen broad leaves trees. — Bot. Mag. Tokyo, 1957, vol. 70, p. 299—304. — *Larcher W.* The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. — Photosynthetica, 1969, vol. 3, N 2, p. 167—198. — *Larcher W.* Physiological Plant Ecology, 2nd. Springer, 1980. 252 p. — *Nutman F. J.* Studies on the physiology of *Coffea arabica*. I. Photosynthesis of *Coffea* leaves under natural conditions. — Annal. Bot. (New Ser.), 1937, vol. 1, N 3, p. 353—368. — *Stocker O.* Assimilation und Atmung Westjavanischer Tropenbäume. — Planta, 1935, Bd. 24, S. 402—445.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 17 VI 1985.

УДК 581.524.44 : 582.652.1

Бот. журн., т. 71, № 7

А. К. Фролов, Е. Г. Куклева, Л. Н. Заботина

СТРОЕНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА *BETULA PENDULA* (*BETULACEAE*) В УЛИЧНЫХ ПОСАДКАХ И В ПРИГОРОДНОМ ПАРКЕ ЛЕНИНГРАДА

A. K. FROLOV, E. G. KUKLEVA, L. N. ZABOTINA.

PHOTOSYNTHETIC APPARATUS STRUCTURE OF *BETULA PENDULA* (*BETULACEAE*) IN THE STREETS AND SUBURBAN PARK OF LENINGRAD

Исследовали строение листа, число и размеры хлоропластов, содержание пигментов у березы бородавчатой в уличных посадках и в пригородном парке. Полученные данные свидетельствуют о высокой устойчивости фотосинтетического аппарата березы бородавчатой к воздействию неблагоприятных факторов городской среды. Авторы рекомендуют шире использовать данную породу в озеленении улиц города.

Долговечность и декоративные свойства зеленых насаждений в городе определяются устойчивостью растений к действию неблагоприятных факторов городской среды, и прежде всего токсических веществ, загрязняющих атмосферу и почву. Одним из надежных критериев устойчивости вида к неблагоприятным условиям является состояние фотосинтетического аппарата, от деятельности которого зависят продукционные возможности растения. Ранее подобная работа предпринималась нами при исследовании некоторых представителей широколиственных пород в городских условиях (Фролов, 1979; Фролов, Горышина, 1982).

Широколиственные породы (дуб, липа, вяз) издавна имеют большой удельный вес в насаждениях многих наших городов. Так, В. С. Грохольская (1950) отмечает, что в разных типах посадок Москвы от 40 до 70 % приходится на липу мелколистную. В последнее время ассортимент древесных растений в зеленых насаждениях городов расширился и обновился, существенно изменился и характер использования тех или иных видов (Якушина, 1982). Вместе с тем виды рода *Betula* (исключая естественные насаждения) еще редко встречаются в городских посадках. Так, по данным Управления садово-паркового хозяйства Ленинграда, из всех древесных пород, посаженных в городе в 1984 г., 97 % приходится на лиственные породы, из которых только 6 % — на березу.

Из большого числа видов рода *Betula* в культуре используются очень немногие. Наиболее часто в озеленении городов встречается береза плакучая, или бородавчатая, *Betula pendula* Roth. — порода весьма зимостойкая, одновременно достаточно жаро- и засухоустойчивая, очень светолюбивая, однако плохо переносящая уплотнение почвы. В литературных источниках высказываются разноречивые мнения об устойчивости березы к дыму и газу. По G. Dässler (1976), береза бородавчатая относится к видам, сравнительно газоустойчивым (9.7 балла), занимая промежуточное положение между очень газоустойчивым дубом черешчатым (18.0) и чувствительной липой мелколистной (6.5).

Продолжительность жизни березы бородавчатой в городе с сохранением декоративных свойств составляет 100—150 лет.

Все сказанное свидетельствует о возможности использования березы бородавчатой как в крупных парковых массивах, так и в солитерных посадках на бульварах, скверах и улицах.

Данных о строении листа березы бородавчатой в городских условиях весьма немного (Николаевский, 1964; Джумбаева, 1976; Stolzer, 1980). В нашей работе проведена комплексная оценка фотосинтетического аппарата березы бородавчатой, произрастающей в Ленинграде и в пригороде.

Материал и методика

Объектами работы были модельные деревья березы бородавчатой 40—50-летнего возраста (по 5 из каждого местообитания) с нормальными цветением и плодоношением, растущие в относительно выровненных условиях освещения в аллейных посадках на улице Ленинграда и в пригородном парке (Старый Петергоф). Закончившие рост листья без видимых признаков повреждения собирали в конце июня 1984 г. с нижней трети кроны. Учитывая неоднородность строения фотосинтетического аппарата на годичном побеге, для изучения брали 3-й лист от основания годичного побега.

Измерение размеров клеток мезофилла и хлоропластов, подсчет числа хлоропластов в клетках проводили на срезах свежих листьев и микрофотографиях (Годнев, Калишевич, 1938; Годнев, Судник, 1956; Possingham, Saurer, 1969) в повторности 30—50. Содержание хлорофилла и каротиноидов определяли спектрофотометрически в ацетоновых вытяжках. Расчетные характеристики фотосинтетического аппарата (число клеток и хлоропластов, суммарная поверхность хлоропластов в единице площади листа и др.) получали на основании этих измерений. Поверхность и объем хлоропласта рассчитывали по формулам Чезаро для эллипсоида.

Результаты исследования

Анатомическое строение листа типично для дорсивентральных листьев двудольных растений. Площадь листа березы бородавчатой — типичного представителя мелколиственных пород — составляет примерно $^1/_3$—$^1/_2$ площади листа широколиственных пород. Около 20 % площади листа занято жилками. Мезофилл образован одним слоем палисадных клеток и 3—4 слоями губчатых. Клетки паренхимы относительно невелики (табл. 1), величина межклетников незначительна.

ТАБЛИЦА 1

Анатомическое строение листьев *Betula pendula*

Местообитание	Площадь листа, см²	Толщина ткани, мкм		Диаметр палисадных клеток, мкм	Размеры губчатых клеток, мкм		Число клеток мезофилла в 1 см² листа, млн
		палисадной	губчатой		длина	ширина	
Уличные посадки	16.9±3.4	34±1.4	75±2.2	9.4±0.4	23±0.6	16±0.6	2.1±0.3
Пригородный парк	17.4±0.7	33±1.1	77±2.5	9.7±0.4	22±0.6	16±0.6	1.9±0.4

Наполнение клеток мезофилла хлоропластами сравнительно небольшое, а сами хлоропласты мелкие (табл. 2), поэтому суммарная поверхность хлоропластов в 1 см² листа березы значительно (в 2—3 раза) ниже, чем у видов широколиственных пород (Frolov e. a., 1984).

Содержание хлорофилла в листе березы бородавчатой относительно невысоко, отношение хлорофиллов a : b (3.8) характерно для светолюбивых видов. Обращает на себя внимание высокое содержание каротиноидов по сравнению с изученными широколиственными видами (табл. 3).

ТАБЛИЦА 2

Число и размеры хлоропластов в листьях *Betula pendula*

Местообитание	Число хлоропластов			Размеры хлоропласта				Суммарная поверхность хлоропластов в 1 см² листа, см²
	в палисадной клетке	в губчатой клетке	в 1 см² листа, млн	длина, мкм	ширина, мкм	поверхность, мкм²	объем, мкм³	
Уличные посадки	16±0.4	15±0.2	34.9±3.1	2.6±0.04	2.3±0.04	16.3±0.6	6.2±0.3	5.7±0.8
Пригородный парк	17±0.4	15±0.3	32.5±3.1	2.6±0.03	2.3±0.03	16.3±0.5	6.2±0.3	5.4±0.6

ТАБЛИЦА 3

Содержание пигментов в листьях *Betula pendula*

Местообитание	Содержание хлорофиллов a + b, мг на			Отношение a : b	Содержание каротиноидов, мг на	
	1 г сырой массы	1 дм² листа	хлоропласт $n \cdot 10^9$		1 г сырой массы	1 дм² листа
Уличные посадки	2.0±0.03	2.6±0.1	0.74±0.11	3.8	1.0±0.08	1.3±0.06
Пригородный парк	2.1±0.11	2.5±0.04	0.77±0.03	3.8	1.0±0.11	1.3±0.12

Данные настоящей работы показывают, что у березы бородавчатой по всем исследованным параметрам фотосинтетического аппарата (площадь листа, его анатомическое строение, пластидный аппарат и содержание пигментов) не обнаружено различий между уличными посадками и пригородным парком. Это свидетельствует о высокой устойчивости фотосинтетического аппарата березы бородавчатой к воздействию неблагоприятных факторов городской среды по сравнению с липой мелколистной, у которой выявлено существенное снижение оснащенности листа хлоропластами и уменьшение их функциональной активности в условиях города (Фролов, 1981). Оказалось, что береза бородавчатая как светолюбивая порода, обладающая ксероморфной структурой фотосинтетического аппарата, более устойчива к воздействию факторов городской среды, и прежде всего к действию дыма и газа, чем тенелюбивая липа мелколистная.

В целом высокие декоративные качества, хорошее состояние растений в разных типах посадок, устойчивость к неблагоприятным факторам городской среды, быстрота роста и продолжительный срок жизни в городе позволяют считать березу бородавчатую перспективным видом для городского озеленения.

ЛИТЕРАТУРА

Годнев Т. Н., Калишевич С. В. Наблюдения над увеличением числа и размеров хлоропластов. — В кн.: Памяти академика В. Н. Любименко. Киев: Изд-во АН УССР, 1938, с. 38—42. — *Годнев Т. Н., Судник Н. С.* О концентрации хлорофилла в хлоропластах листа черешни в зависимости от светового режима. — Физиол. раст., 1956, т. 3, № 4, с. 352—354. — *Грохольская В. С.* Липа мелколистная в озеленении Москвы: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1950. 16 с. — *Джумбаева Ш. Б.* Морфологическое строение однолетнего побега и анатомия листа березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth.) в окрестностях Караганды и Ленинграда. — Вестн. ЛГУ, 1976, № 3, вып. 1, с. 15—21. — *Николаевский В. С.* Влияние сернистого ангидрида на древесные растения в условиях Свердловской области. — В кн.: Охрана природы на Урале. Свердловск: Изд-во ИЭРЖ, 1964, с. 123—132. — *Фролов А. К.* Ассимиляционный аппарат некоторых древесных растений в условиях городской среды: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1979. 18 с. — *Фролов А. К.* Особенности фотосинтетического аппарата липы мелколистной в уличных посадках города. — Тез. докл. Всес. совещ. по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981, с. 132—134. — *Фролов А. К., Горышина Т. К.* Особенности фотосинтетического аппарата некоторых древесных пород в городских условиях. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 5, с. 599—602. — *Якушина Э. И.* Древесные растения в озелене-

нии Москвы. М.: Наука, 1982. 158 с. — *Dässler G.* Einfluss von Luftverunreinigungen auf die Vegetation (Ursachen—Wirkungen—Gegenmassnamen). Jena: Gustav Fischer, 1976. 180 S. — *Frolov A. K.*, *Eckstein D.*, *Liese W.* Anatomie und Pigmentgechalt der Blätter von Strasserbäumen. — Angew. Bot., 1984, Bd 58, S. 345—358. — *Possingham J.*, *Saurer V.* Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. — Planta, 1969, Bd 86, Hf 2, S. 186—194. — *Stolzer J.* Zur anatomie gesunden und durch gasförmige Immissionen geschädigren Blätter von *Betula pendula* Roth. — Wiss. M. Luther Univ., Math.-Naturwiss. R., 1980, Bd 29, Hf 5, S. 95—101.

Ленинградский государственный университет. Получено 4 XII 1984.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.635.5

И. А. Грудзинская

РОД *ROUSSELIA* (*URTICACEAE*) И ЕГО НОВЫЕ ТАКСОНЫ

I. A. GRUDZINSKAYA. THE GENUS *ROUSSELIA* (*URTICACEAE*) AND ITS NEW TAXA

Описаны новый подрод и 2 новых вида олиготипного неотропического рода *Rousselia* (*Urticaceae*). Дана система рода и обсуждено сходство строения женских соцветий и соплодий у видов *Rousselia* и *Hemistylus* (*Urticaceae*), рассматривающееся как результат параллельной изменчивости.

Неотропический род *Rousselia* Gaudich. был описан в 1830 г. C. Gaudichaud-Beaupré и более 100 лет рассматривался как монотипный, эндемичный для Вест-Индии. Gaudichaud выделил этот род на основании *Urtica lappulacea* Sw. с о. Ямайки (Swartz, 1787 : 69). Однако первоописание данного вида под названием *Urtica humilis* Sw. было приведено двумя годами раньше (Swartz, 1785), и впоследствии O. Swartz произвольно заменил его («чтобы избежать тривиальности названия») на *U. lappulacea*. Название *Rousselia lappulacea* принял монограф семейства H. Weddell (1856—1857, 1869), оно же было рекомендовано как правильное в «Index Kewensis» (1908, vol. III, p. 152), хотя в соответствии с Международным кодексом ботанической номенклатуры видовой эпитет «*lappulacea*» должен быть отвергнут как незаконный. Законное название этого вида — *Rousselia humilis* (Sw.) Urb. — было опубликовано в 1905 г. (Urban, 1905), тем не менее и в современной ботанической литературе рассматриваемый вид встречается под двумя названиями: *R. humilis* и *R. lappulacea* (Sw.) Gaudich.

В 1952 г. был описан второй вид рода — *R. erratica* Standl. et Steyerm. — из Никарагуа, распространенный также и в Колумбии. Судя по описанию, *R. erratica* отличается от *R. humilis* значительно более узкими неравнобокими листьями, более сходными с листьями представителей рода *Parietaria*.

Объем рода *Rousselia*, насколько нам известно, и ограничивался двумя рассмотренными видами. Во «Флоре Кубы» приведен один вид — *R. humilis* (Sauget (Hermano Leon), Liogier (Hermano Alain), 1951). Критическую ревизию кубинских представителей рода *Rousselia* мы провели в связи с обработкой сем. *Urticaceae* для новой «Флоры Кубы». Эти исследования ведутся в рамках двустороннего сотрудничества Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) и Института ботаники Академии наук Кубы.

Род *Rousselia* мы изучали на Кубе в природе, на материале кубинских гербариев (HAC, JBN), гербария БИН АН СССР (LE) и любезно присланных нам для работы образцов из зарубежных гербариев. Интересный материал мы обнаружили в коллекциях из Нью-Йоркского ботанического сада (NY) и в сборах одного из лучших коллекторов кубинской флоры — шведского ботаника E. L. Ekman, полученных из Стокгольма (S).

Изучение рода *Rousselia* показало, что на Кубе, помимо *R. humilis*, распространены еще 2 вида, которые мы и описываем здесь под названиями *R. cubensis* и *R. impariflora*.

Таким образом, общий объем рода *Rousselia* увеличился до 4 видов. Различия между этими видами приведены ниже.

1. Обертка женского цветка продолговатая, заканчивается тремя крупными, неравными, острыми зубцами; мужские соцветия короткоколосовидные; соплодие нераспадающееся, плоды без крыловидных выростов . . . . 1. *R. cubensis.*
\+ Обертка женского цветка дельтовидная, цельнокрайная, крыловидная; соплодие распадающееся, плоды с узкими крыловидными выростами . . . . 2.
2. Листья продолговато-ланцетные или ланцетно-яйцевидные, в основании сильно неравнобокие . . . . 3. *R. erratica.*
\+ Листья яйцевидные, широкояйцевидные до дельтовидных, в основании равнобокие . . . . 3.
3. Растение небольшое; стебли стелющиеся, укореняющиеся, менее 0.8 мм в диам.; листья 0.3—1.5 см дл., 0.3—1.6 см шир.; женские парциальные соцветия, как и у предыдущих видов, двуцветковые . . . . 2. *R. humilis.*
\+ Растение 20—40 (50) см выс.; стебли ветвистые, в основании одревесневающие, 2—3 мм в диам.; женские парциальные соцветия одноцветковые (в каждой паре один цветок редуцирован) . . . . 4. *R. impariflora.*

Увеличение объема рода до 4 видов вынудило несколько расширить его диагноз главным образом за счет признаков *R. cubensis*, довольно резко отличающегося от других видов рода *Rousselia*. Это послужило также основанием обособить *R. cubensis* в отдельный подрод. Мы назвали его *Bissea* в честь замечательного исследователя флоры Кубы доктора Johannes Bisse.

Краткий обзор рода *Rousselia*

Gen. *Rousselia* Gaudich. 1830, Bot. Freyc. Voy. : 503.

Травы или полукустарники. Стебли ветвящиеся, стелющиеся и укореняющиеся, приподнимающиеся до 3—8 см выс. или прямостоячие, до 30 (50) см выс. Листья очередные, тонкие, цельнокрайные, от продолговато-ланцетных до дельтовидных, 0.5—4 см дл., 0.3—4 см шир., сверху со множеством точечных белых цистолитов и редкими прямыми волосками, снизу рассеянно опушены крючковидно-загнутыми волосками, по жилкам густо покрыты прямыми волосками; черешки коротко опушенные, 0.2—2 см дл.; прилистники 0.6—1.5 мм дл., свободные, опадающие пленчатые, длиннозаостренные, с четко заметной средней жилкой, несущей волоски. Цветки мелкие, однополые. Мужские цветки без оберток, собраны в малоцветковые цимозные, иногда короткоколосовидные соцветия; околоцветник их четырехчленный, беловатый, снаружи короткоопушенный; тычинок 4, нити их в почках внутрь согнуты, пыльники двугнездные; рудимент гинецея окружен волосками и едва заметен; цветоножка 0.2 мм дл., после опадения цветка удлиняется в 2—3 раза. Женские соцветия формируются в пазухах верхних листьев; парциальные соцветия из 2 или одного цветка (второй редуцируется) находятся в пазухах верхних обычных или видоизмененных листьев; каждый цветок прикрыт дельтовидной цельнокрайной оберткой или обертка продолговатая, заканчивающаяся тремя крупными острыми зубцами, обертки парных цветков в основании срастаются краями; околоцветник остающийся, пленчатый, малозаметный, с двумя зубчиками на верхушке, полностью скрывает завязь; рыльце нитевидное, изогнутое, с воспринимающей поверхностью на выпуклой стороне. Плоды яйцевидные и тогда полностью попарно заключенные в сросшиеся обертки или плоды треугольные плосковыпуклые, расположенные горизонтально, их дорсальная (на растении нижняя) сторона покрыта оберткой, вентральная (на растении верхняя) сторона плоская, треугольная, с крыловидными выростами; перикарпий волокнистый, твердый; зародыш плоский с верхним корешком, погруженным в семядоли; эндосперм в зрелых семенах в виде сплошного слоя, примыкающего к спермодерме.

Тип: *R. lappulacea* (Sw.) Gaudich. (=*R. humilis* (Sw.) Urb.).

Распространение. Вест-Индия, Центральная Америка (Никарагуа, Белиз, Гватемала) и страны Южной Америки, примыкающие к Карибскому морю (Колумбия, Венесуэла, Эквадор).

Subgen. 1. Bissea Grudz. subgen. nov. — Involucrum floris feminei oblongum, apice tridentatum, immarginatum, flores masculi in inflorescentias paucifloras brevispiculiformes conferti, infrutescentia integra, fructus teretis, apterus.

Typus: *R. cubensis* Grudz.

1. **R. cubensis Grudz. sp. nov.** — Herba vel suffrutex usque ad 40 cm altus; caules erecti vel suberecti, ramosi, breviter pubescentes; folia alterna, integerrima, ovata vel late ovata, 0.7—4 cm lg., 0.6—3 cm lt., apice aculeata, basi rotundata, rarius cuneata, trinervia, supra obscure viridia, sparse pilosa, cystolithis albis punctulatis dense obtecta, subtus pallidius viridia, pilis sparsis aduncis, ad nervos pilis rectis vestita, petioli breviter pubescentes, 2 cm lg.; stipulae 1—1.2 mm lg., ovatae, longe attenuato-acuminatae pili nervalis. Flores unisexuales, parvi; flores masculi ad 1 mm lg., breviter pedicellati, in inflorescentias axillares paucifloras brevispiculiformes conferti, perigonium tetramerum, stamina 4, filamenta in alabastris inflexa; flores feminei gemini in axillis foliorum superiorum dispositi vel in axillis bractearum trilobarum in inflorescentias terminales conferti; involucra oblonga, 10 mm lg., apice tridentata, ciliata, pilis rectis et aduncis obtecta, involucra florum geminorum basi connata, calycem 6-dentatum similia, perigonium bidentatum, inconspicuum, paleaceum, ovarium, dein fructum complete vestiens, stigma filiforme, curvatum, convexo latere papilloso-plumosum. Fructus gemini, involucris connatis inclusi; infrutescentia brevipedunculata, basi processibus duobus calcariformibus instructa; achenium teres, pericarpio tenui, embryo rectus, cotyledones planiusculae, radicula supera cotyledonibus multo brevior, endospermium tenuistratosum, omnino embryonem involvens.

Typus: Cuba, prov. Pinar del Rio, limestone hills, vicinity of Sumidero 4—6 in. . . craines of rock, 28, 31 VII 1912, N 13 392, J. A. Shafer (NY).

Paratypi. Cuba: prov. Pinar del Rio; limestone hills, vicinity of Sumidero, base of cliff, 24 VIII 1912, N 13 815. J. A. Shafer (NY); prov. Pinar del Rio, rocky hillside, along camino aguacate from Bahia Honda to Baños Aguacate, 11, 12 XII 1910, N 9228, P. Wilson (NY); prov. Pinar del Rio; Baños San Vicente, limestone cliff, 12—26 IX 1910, N 7490, N. L. Britton, E. G. Britton, C. S. Gager (NY); prov. Habana, lomas de Samoa on naked limestone rocks, in thickets or low forest, 6 XI 1921, N 13 441? Ekman (S).

Affinitas. *R. cubensis* species distincte singularis est, a speciebus aliis generis *Rousselia* florum masculorum involucris oblongis tridentatis, forma mira infrutescentiae et fructibus exalatis bene differt.

Habitat in fissuris riparium calcarearum et in declivibus calcareis lapidosis inter frutices.

Distributio. Pars occidentalis insulae Cubae (prov. Pinar del Rio, rarius prov. Habana).

Subgen. 2. *Rousselia*.

2. *R. humilis* (Sw.) Urb. 1905, Symb. Antill. 4 : 205. — *Urtica humilis* Sw. 1785, Vet. Acad. Handl. Stockh. 6 : 34. — *U. lappulacea* Sw. 1787, op. cit. 8 : 64. — *Rousselia lappulacea* (Sw.) Gaudich. 1830, Bot. Freyc. Voy.: 503.

Небольшое стелющееся растение с тонкими, менее 0.8 мм толщ. стеблями, приподнимающимися до 3—8 см, междоузлия длинные, до 1 см дл. Листья мелкие, черешки 1.5—4 мм дл., короткоопушенные, листовые пластинки широкояйцевидные до дельтовидных, 0.3—1.5 см дл., 0.3—1.6 см шир.; прилистники 1.5—2 мм дл. Соцветия однополые, пазушные; мужские — малоцветковые, женские — двуцветковые, в пазухах верхних листьев. Мужские цветки около 1 мм дл., четырехчленные, почти сидячие, после опадения цветков цветоножки увеличиваются в несколько раз. Каждый женский цветок прикрыт с дорсальной стороны дельтовидной оберткой с широкой крыловидной окраиной; околоцветник 0.6 мм дл., остающийся, пленчатый, малозаметный, заканчивается двумя зубчиками, полностью облегает завязь и растет вместе с ней; рыльце изогнутое, с воспринимающей поверхностью на выпуклой стороне. Плоды до 2 мм дл., плосковыпуклые, их плоская (вентральная) сторона тре-

угольная, с крыловидными выростами, образованными разросшимися частями пленчатого околоцветника, перикарпий волокнистый, твердый; семя плоское, 1.5—1.8 мм дл.

Растет обычно на известняках в затененных, избыточно увлажненных местах, среди камней, периодически затапливаемых проточной водой. На Кубе в аналогичных местообитаниях нередок в восточных провинциях (Гуантанамо, Сьерра-Маэстра).

Просмотренные экземпляры: (Cuba) Banks of Toa River in a coffee plantation, Finka El Pairu (Or.), 17 XII 1930, Bro Hioram; prov. Guantanamo, Monte Verde, in rivulo, 20 I 1982, I. Grudzinskaya; Yunque de Barakoa, 2 II 1982, I. Grudzinskaya, P. Herrera (LE, HAC).

Распространение. Вест-Индия, Центральная Америка (Белиз, Гватемала), Южная Америка (Венесуэла, Колумбия).

3. *R. erratica* Standl. et Steyerm. 1952 Ceiba, 3 : 43.

Тип: Nicaragua en bosque una quebrada, localmente abundante pero no comun, cerca de Chichigalpa, Dept. Chinandega, alt. 90 m, Jul. 12—18, 1947, N 11 263, Paul C. Standley (NY).

Распространение. Центральная Америка (Никарагуа), Южная Америка (Колумбия).

4. **R. impariflora Grudz. sp. nov.** — ? *R. lappulacea* β. *fruticulosa* Wedd. 1857, Monogr. Fam. Urticées: 529; idem, 1869, in DC., Prodr. 16, 1 : 234[54]. — Suffrutex usque ad 40 cm altus; caules ramosis erecti vel suberecti, breviter pubescentes; folia alterna, integerrima, ovata vel late ovata, 0.5—2.2 cm lg., 0.4—1.7 cm lt., apice breviter acutata, basi rotundata, trinervia, supra obscure viridia, sparsa pilosa, cystolithis albis punctulatis dense obtecta, subtus pallidius viridia, pilis numerosis aduncis, ad nervos pilis rectis brevioribus vestita, petioli tenues, pubescentes, 0.3—2 cm lg.; stipulae ovatae, longe attenuato-acuminatae, ciliatae. Flores unisexuales, axillares; flores masculi ad 1 mm lg., brevissime pedicellati, in fasciculos pauciflores conferti, perigonium tetramerum, stamina 4, filamenta in alabastris inflexa; flores feminei in axilis foliorum superiorum solitarii, involucrati, perigonium 0.8 mm lg., apice bidenticulatum, oblongum, paleaceum, ovarium, dein fructum complete vestiens, stigma filiforme, curvatum, convexo latere papilloso-plumosum; involucrum 5 mm lg., deltoideum, integerrimim, membranaceum, ciliatum, disperse pilosum, pilis aduncis, involucrum floris gemini complete reducti abortivum, 0.5—1 mm lg. Fructus triangulato-plano-convexus, anguste peripteratus, 3 mm lg.; embryo planus, 1.5 mm lg., radicula supera cotyledonibus multo brevior, endospermium tenuistratosum, spermodermati contiguum.

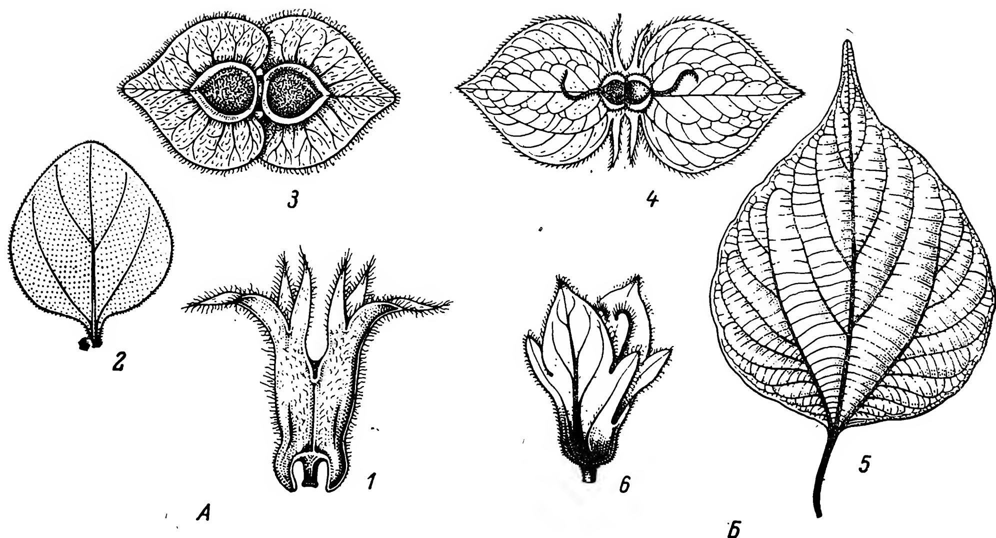
Typus: (Cuba), Hornos de Cal. Limestone hill N—E of S-ti Spiritus, Prov. S-ta Clara, N 4106, Coll. Hno Leon, aug. 14 1913 (NY).

Paratypi. Cuba, Or., prope IX 1859—Jun. 1860, N 1681, C. Wright (S); in Cuba Orientali, prope 1860, C. Wright (S); Cuba Or., 1860—1864, N 1681, p. p., C. Wright (NY, S); Cuba S-ta Clara, Cienfuegos, Cienegita, 9 XII 1895, N 584, Rob. Coms (NY); S-ta Clara N—E of S-ti Spiritus, Hornos de. . . Limestone hill, 14 VIII 1913, N 4106, Hno Leon (NY); S-ta Clara on top of the highest Mogote near Sagua la Grande, 12 VIII 1920, N 9467, Bro. Leon, a Soust. . . (NY); S-ta Clara Penins. de Zapata, along the railroad from Central Australia to Bahia de Cochinos in open places near the Cienaga de Zapata, 31 I 1924, N 18 365, E. Ekman (S); Santa Clara Hillslope of Rio Matagua, herb on limestone clift, vicinity of Soledad, VIII 1941, N 6273, R. A. Howard (NY); Peninsula de Zapata, bayo Ramones, Jucuro Luem., 31 VII 70, N 2258, Roig, M. Cremata; Pinar del Rio, vicinity of Sumidero, 24 VIII 1912, N 13 828, Shafer J. A. (NY).

Affinitas. A speciebus omnibus generis *Rousselia* inflorescentiis partialibus unifloris (flos alter pro more reductus) et praesentia involucrorum duorum (uni abortivi) ad florem persistentem differt. A specie affini *R. humilis* etiam habitu (caulibus erectis ramosis eradicatis), foliis majoribus et oecologia distinguitur.

Habitat in rupestribus calcareis.

Distributio. Cuba, partes australes provinciarum centralium (Ma-



А — Род *Rousselia*, *Б* — род *Hemistylus*.

1 — соплодие *Rousselia cubensis* (1 : 7), *2* — лист (1 : 1), *3* — соплодие *R. humilis* (1 : 15); *Hemistylus macrostachya* (по: Weddell, 1856—1857, tab. XVIII, fig. 4): *4* — соплодие (1 : 7), *5* — лист (1 : 1); *6* — соплодие *H. boehmerioides* (1 : 7).

tanzas), Cien Fuegos, Santa Clara, Sancti Spiritus), multo rarius partes occidentalis (prov. Pinar del Rio) et orientalis (prov. Guantanamo) insulae.

Возможно, *R. impariflora* соответствует разновидности *R. humilis* var. *fruticulosa*, описанной в свое время Weddell (1857 : 529) и приведенной также в Продромусе A. De Candolle (Weddell, 1869, p. 235[54]). В этих работах *R. humilis* (=*R. lappulacea*) представлена двумя разновидностями: типовой — caulibus filiformis, longe repentibus, parce ramosis — и разновидностью β. *fruticulosa* — caule suffruticuloso ramosissimo. К сожалению, последняя разновидность не типифицирована, и к ней не цитируется ни один гербарный экземпляр, указано лишь, что она распространена в тех же районах, что и типовая. Все это не позволяет нам с уверенностью считать *R. humilis* (=*R. lappulacea*) β. *fruticulosa* Wedd. тождественной рассматриваемому нами виду.

Система рода *Rousselia* может быть представлена в следующем виде:

Gen. *Rousselia* Gaudich.

Subgen. *Bissea* Grudz.

1. *R. cubensis* Grudz.

Subgen. *Rousselia*

2. *R. humilis* (Sw.) Urb.
3. *R. erratica* Standl. et Steyerm.
4. *R. impariflora* Grudz.

Несколько слов о положении рода *Rousselia* в системе сем. *Urticaceae*. Этот род помещен в трибу *Parietarieae* и по вегетативным признакам очень близок к роду *Parietaria* L., от которого, однако, хорошо отличается двуцветковыми женскими парциальными соцветиями и строением соплодий.

Репродуктивные признаки рода *Rousselia* очень сходны с соответствующими признаками рода *Hemistylus* Benth. Этот олиготипный род, распространенный в южной части Карибского бассейна (Колумбия, Венесуэла), также помещен в трибу *Parietarieae* (Weddell, 1856—1857).

Представители обоих родов имеют очень сходные по строению и сходным же образом развивающиеся специфические женские парциальные соцветия и соплодия. Возможно, что род *Hemistylus* тоже можно было бы разделить на два подрода на основании тех же различительных признаков, которые мы использовали при выделении подродов в роде *Rousselia*. Такое уникальное для семейства сходство родов по строению и развитию двух крайне специфических типов соцветий и соплодий (см. рисунок), казалось бы, дает основание считать эти роды очень близкими. Однако они так резко различаются по другим особенностям

(по строению общих соцветий и особенно по вегетативным признакам), что не исключена возможность помещения этих родов в разные трибы (перенос рода *Hemistylus* в трибу *Boehmerieae*).

ЛИТЕРАТУРА

Gaudichaud-Beaupré C. Voyage autour du monde, . . . par M. Louis de Freycinet. Botanique. Paris, 1826—1830. 522 p. — *Index* Kewensis. Suppl. 3. London, 1908. 193 p. — *Sauget J. S.* (Hermano Leon), *Liogier E. E.* (Hermano Alain). Flora de Cuba. Habana, 1951, vol. 2. 456 p. — *Standley P. C.*, *Williams L. O.* Plantae Centrali-Americanae, III. — Ceiba, 1952, vol. 3, p. 35—64. — *Swartz O.* Beskrifning pa nio flags Nasslor (*Urtica*) Hvilka niligen pa Jamaica. — Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. (Stockholm), 1785, t. 6, p. 28—36. — *Swartz O.* Tolf Nya flag af Urticae Slagte, fran Vest-Indien. — Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. (Stockholm), 1787, t. 8, p. 58—72. — *Urban I.* Flora portoricensis. — Symb. Antill. 1905 (1903—1911), vol. 4. 771 p. — *Weddell H. A.* Monographie de la famille des Urticées. Paris, 1856—1857. 592 p. (Reprinted from Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, 1856—1857, t. 9) — *Weddell H. A.* Ordo *Urticaceae*. — In: *De Candolle A. P.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Vol. 16, p. 1. Paris, 1869. 492 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 3 III 1986.

УДК 005 : 576.16 : 582.89

Бот. журн., т. 71, № 7

М. Г. Пименов

KITAGAWIA — НОВЫЙ АЗИАТСКИЙ РОД СЕМЕЙСТВА *UMBELLIFERAE*

M. G. PIMENOV. *KITAGAWIA* — A NEW ASIATIC GENUS OF THE FAMILY *UMBELLIFERAE*

На основании анализа карпологических, морфологических и биохимических признаков из рода *Peucedanum* L. s. ampl. выделен новый род *Kitagawia*. Он включает 5 видов, распространенных в Восточной Азии, Сибири и Монголии. Предложены 4 новые номенклатурные комбинации и одно новое название. Составлен ключ для определения видов *Kitagawia*.

Продолжая ревизию таксонов плоскоплодных зонтичных, объединяемых в род *Peucedanum* L. s. ampl., мы исследовали эндемичную для Северной, Восточной и отчасти Центральной Азии секцию *Selinoides* DC.

В Сибири и на Дальнем Востоке большинство местных видов относится именно к секции *Selinoides*. Так, в пределах советской части Дальнего Востока и в Сибири известны 16 видов рода *Peucedanum*, из которых только 3 относятся к другим секциям: *P. officinale* L. (=*P. morisonii* Bess.) — к типовой, *P. alsaticum* L. (=*P. lubimenkeanum* Kotov) — к секции *Xanthoselinum* (Schur) Calest., а *P. palustre* (L.) Moench — либо к секции *Thysselinum* (Hoffm.) Reichenb.,[1] либо выделяется в особый род *Calestania* K.-Pol. (последняя точка зрения соответствует нашему мнению о необходимости выделения мелких естественных родов из конгломерата *Peucedanum* s. ampl.). Остальные сибирские и дальневосточные виды относятся к секции *Selinoides* (Шишкин, 1951), но и в ней не наблюдается однородности. *P. salinum* Pall. ex Spreng., как мы показали ранее (Пименов, 1985), близок к *Angelica maximowiczii* (Fr. Schmidt) Benth. ex Maxim. и перенесен нами в подрод *Ostericum* (Hoffm.) Drude рода *Angelica* L., *Peucedanum vaginatum* Ledeb. (и близкий к нему *P. puberulum* (Turcz.) Schischk.), с одной стороны, и *P. hystrix* Bunge, с другой, значительно отличаются друг от

[1] Однако применение названия *Thysselinum* таксономически некорректно, так как оно представляет собой (см. «Index Nominum Genericorum») полный таксономический синоним *Selinum* L.

друга и от остальных видов, причисляемых к секции *Selinoides*. Эти остальные виды, наконец, образуют группу явно родственных таксонов, которую мы рассматриваем как небольшой естественный род. Его границы пока окончательно нельзя считать определенными, так как ряд видов, описанных в родах *Peucedanum* и *Angelica* из Китая и Японии, известных нам только по диагнозам, может в дальнейшем расширить границы нового рода.

Вновь выделяемый род назван в честь известного японского ботаника, одного из лучших специалистов по зонтичным Восточной Азии профессора Масао Китагава (Masao Kitagawa).

Kitagawia M. Pimen. gen. nov. — Plantae perennes, monocarpicae, caulorrhizis eramosis, foliis tripinnatisectis, foliorum lobis ultimis lanceolatis, anguste lanceolatis, rhomboideis vel subrotundis, margine dentatis, umbellis involucris oligophyllis, dentibus calycinis evolutis, petalis albis apice emarginatis, lobulis attenuatis et incurvis, fructibus mericarpiis dorso valde compressis, glabris, jugis marginalibus anguste alatis, dorsalibus filiformibus, exocarpiis cellulis minutis, commissuris latis, mesocarpiis parenchymaticis, cellulis partim membranis lignescentibus, fissuratim porosis, vittis vallecularibus solitariis, commissuralibus binis, endocarpiis unistratosis, endospermiis, ventre planis.

A genere *Peucedanum* L. s. str. fructibus mesocarpiis parenchymaticis, stratis internis non lignescentibus (e speciebus Peucedani stratum internum cellulis prosenchymaticis, tangentaliter elongatis, membranis fissuratim porosis compositum), jugis marginalibus anguste alatis, dorsalibus filiformibus, vittis jugalibus obsoletis, petalis albis, apice emarginatis et tunc lobulis attenuatis incurvisque praeditis, forma loborum foliorum terminalium, petiolis sectione transversali triangulatis, a latere adaxiali emarginatis, structura partis hypogeis differt.

Typus generis: *K. terebinthacea* (Fisch. ex Spreng.) M. Pimen.

В дополнение к морфологическим различиям родов *Kitagawia* и *Peucedanum* можно сослаться еще на одну интересную биохимическую особенность вновь описанного рода. Все изученные виды и внутривидовые таксоны рода *Kitagawia* не содержат обычных для рода *Peucedanum* и многих других родов сем. *Umbelliferae* флавоноидов — кверцетина, кемпферола и их производных (Валуцкая, Пименов, 1984).

Ниже дается конспект видов рода *Kitagawia*, включающий синонимику, цитирование типов, ссылки на хромосомные числа, общую характеристику ареалов и критические заметки. Конспект предваряется ключом для определения видов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *KITAGAWIA*

1. Конечные дольки пластинки листа округлые или яйцевидные . . . . . 2.
\+ Конечные дольки пластинки листа линейные, узколанцетные или ланцетные, при основании нередко клиновидные . . . . 3.
2. Зубцы по краю листа с довольно длинными белыми шипиками. Зонтики с 30—50 лучами. Стебли 10—40 см выс. . . . . 4. *K. eryngiifolia* (Kom.) M. Pimen.
\+ Зубцы по краю листа туповатые, без шипиков. Зонтики с 10—18 лучами. Стебли 40—100 см выс. . . . . 3. *K. litoralis* (Worosch. et Gorovoi) M. Pimen.
3. Конечные дольки пластинки листа линейные, цельнокрайные, с обеих сторон голые. Обертка из 3—9 листочков . . . . 4.
\+ Конечные дольки пластинки листа по краю зубчатые, в очертании дельтовидные, ланцетные или овальные, сверху по жилкам коротко опушенные. Обертки нет или она из 1—3 листочков . . . . 2. *K. terebinthacea* (Fisch. ex Spreng.) M. Pimen.
4. Конечные дольки пластинки листа по краю завороченные, на верхушке без тонкого прозрачного шипика . . . . 1. *K. baicalensis* (Redow. ex Willd.) M. Pimen.
\+ Конечные дольки пластинки листа по краю не завороченные, на верхушке с тонким прозрачным шипиком . . . . 5. *K. komarovii* M. Pimen.

Конспект видов

1. **K. baicalensis (Redow. ex Willd.) M. Pimen. comb. nov.** — *Selinum baicalense* Redow. ex Willd. 1809, Enum. Pl. Horti Berol. : 306. — *S. obscurum* Fisch. ex Trev. 1821, Index Sem. Horti Wratisl. App. 3 : 3. — *Peucedanum baicalense* (Redow. ex Willd.) Koch, 1824, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 12, 1 : 94. — *P. polyphyllum* Ledeb. 1829, Fl. Alt. 1 : 314. — *Pteroselinum sibiricum* Reichenb. 1832, Fl. Germ. Exc. : 454.

Т у р u s: «Habitat ad lacum Baical. Redowsky» (B ?).

Х р о м о с о м н ы е ч и с л а: n=11 (Ростовцева, 1982), 2n=22 (Solovieva e. a., 1985).

Р а с п р о с т р а н е н и е. От Восточного Казахстана и Алтая до западного Забайкалья, на юге граница ареала проходит в Монголии.

2. **K. terebinthacea (Fisch. ex Spreng.) M. Pimen. comb. nov.** — *Selinum terebinthaceum* Fisch. ex Spreng. 1825, Syst. Veg. 1 : 909. — *S. terebinthinaceum* Fisch. ex Trev. 1826, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 13 : 166. — *Oreoselinum dahuricum* Bess. ex Steud. 1841, Nomencl. Bot. ed. 2, 2 : 311. — *Peucedanum terebinthaceum* (Fisch. ex Spreng.) Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2, 1 : 314. — *P. deltoideum* Makino ex Yabe, 1902, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 16, 2 : 99. — *P. terebinthaceum* var. *deltoideum* (Makino ex Yabe) Makino, 1908, Bot. Mag. Tokyo, 22 : 173. — *P. terebinthaceum* var. *flagellare* Nakai, 1917, Bot. Mag. Tokyo, 30 : 101. — *P. paishanense* Nakai, 1917, l. c. : 101. — *P. terebinthaceum* var. *aciculare* T. Inoue, 1957, Journ. Jap. Bot. 32 : 6. — *P. terebinthaceum* subsp. *aculeolatum* Worosch. 1978, Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., 83, 5 : 118.

Т у р u s: Описан из Сибири, точнее по растениям, выращенным из семян сибирского происхождения. Тип, возможно, в Братиславе.

Х р о м о с о м н ы е ч и с л а: n=11 (Bell, Constance, 1957; Ростовцева, 1979), 2n=22 (Chuang e. a., 1963; Гурзенков, Горовой, 1971; Arano, Saito, 1978; Solovieva e. a., 1985).

K. terebinthacea представляет собой сложный в таксономическом отношении комплекс; трудности, существующие в понимании объема вида и входящих в его состав внутривидовых таксонов, отразились в противоречивости таксономических решений, которые можно встретить в современной литературе по восточноазиатским зонтичным. С одной стороны, такие исследователи, как Б. К. Шишкин (1951), M. Hiroe и L. Constance (1958), считали, что *P. terebinthaceum* единственный, если не считать бесспорно самостоятельных *P. eryngiifolium* и *P. elegans*, вид из данной группы (т. е. в их трактовке секции *Selinoides* рода *Peucedanum*), распространенный как на территории советского Дальнего Востока, так и Японии. Другая точка зрения нашла свое наиболее полное выражение в монографии П. Г. Горового (1966), который на территории Приморья и Приамурья различает виды *P. terebinthaceum* s. str., *P. paishanense*, *P. deltoideum* и *P. formosanum*; он совместно с В. Н. Ворошиловым (Ворошилов, Горовой, 1961) описал также новый вид из рассматриваемого цикла — *P. litorale* Worosch. et Gorovoi. Промежуточную позицию занимают те исследователи, которые, признавая *P. terebinthaceum* в широком смысле, различают в пределах этого вида некоторые внутривидовые таксоны (Kitagawa, 1960, 1980; Ворошилов, 1982).

Выделяемые в настоящее время из *P. terebinthaceum* близкие виды, а также признаваемые некоторыми систематиками внутривидовые таксоны сходны во всех существенных признаках и различаются в первую очередь по особенностям морфологии пластинки листа. Только так называемый *P. formosanum* отличается от *P. terebinthaceum* s. str. по другому признаку — у первого мелко опушенные, а у второго — голые завязи, тогда как плоды у обоих видов голые. Var. *aciculare* и subsp. *aculeolatum* различаются также наличием заострений на концах зубчиков края листовой пластинки, остальные таксоны — только шириной и формой пластинки и ее конечных долек.

Мы исследовали этот признак, чтобы определить его подлинное диагностическое значение, так как принято изучать изменчивость признаков в пределах полиморфных групп. В разных районах Забайкалья, Приамурья и Приморья было собрано 13 серий по 10—15 гербарных листов *K. terebinthacea* s. l., причем

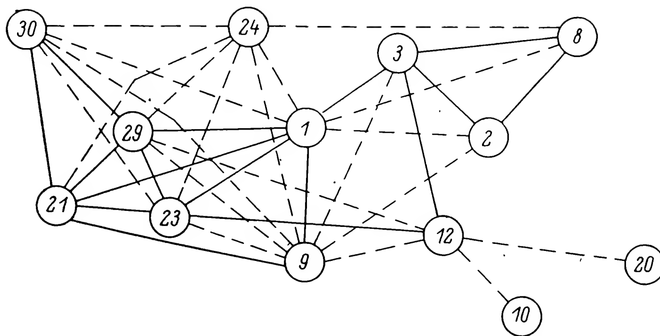


Рис. 1. Граф связей популяций *Kitagawia terebinthaceae*.

Сплошными линиями соединены популяции, которые не имеют ни одного достоверного отличия по всем признакам, *штриховыми* — имеющие лишь одно такое отличие. Если различий 2 и более, связи не показаны.

2 выборки относились к виду в самом узком его понимании, 2 — к subsp. *aculeolatum*, две — к *P. deltoideum*, 2 — к «*P. formosanum*», а остальные — к *P. paishanense*, который нам с самого начала представлялся весьма сомнительным и был затем сведен в синонимику *P. terebinthaceum* s. str. (Пименов, Тихомиров, 1981). Кроме того, для сравнения был собран гербарный материал (выборки с меньшим числом экземпляров) в 18 других пунктах Забайкалья, Приамурья, Приморья и Курил, который частично был использован для биометрических (листья), а частично для хемосистематических исследований изменчивости. Хроматография кумаринов корней 20 популяций не выявила устойчивых различий между 4 таксонами комплекса «*P. terebinthaceum*», тогда как поставленный для сравнения экстракт корней *K. baicalensis* (*P. baicalense*) имеет иной состав кумаринов (Вандышев, Пименов, 1970). В частности, во всех образцах «*P. terebinthaceum* s. l.» основным компонентом является дельтоин, тогда как изменчивость минорных компонентов не связана с разделением комплекса на указанные таксоны.

Результаты биометрического изучения популяций представлены в табл. 1, где характер и степень рассечения пластинки листа выражена через 10 исходных (например, ширина пластинки, длина конечных долек и др.) и производных (отношение длины к ширине пластинки и ее конечных долек) признаков. На основании этих данных была вычислена достоверность отличия каждой популяции от каждой другой по каждому признаку (критерий *t*), а на основании полученной матрицы (которая здесь не приводится) вычерчен граф связей популяций (рис. 1). Можно видеть, что большинство популяций связано в компактную плеяду, и только популяции № 10 и № 20 не имеют полных связей с другими популяциями (и между собой). Каждая из этих популяций наиболее близка к популяции № 12, но имеет по одному достоверному отличию от последней. Популяции № 10 и № 20 относятся к «*P. formosanum*».

Тот же материал был изучен методом кластер-анализа. Для этого данные были трансформированы и представлены в виде стандартизированных средних значений таким образом, что по каждому признаку они варьировали в интервале от 0 (наименьшее значение) до 1 (наибольшее значение) (табл. 2). По стандартным алгоритмам агломеративного иерархического кластер-анализа построена фенограмма (рис. 2), в которой наблюдаются примерно те же отношения объектов (популяций), что и на рис. 1, а именно материал делится на две основные группы, одна из которых состоит из популяций № 12, 10 и 20, а другая — из остальных популяций.

Таким образом, биометрическое изучение изменчивости признаков листа не подтверждает выделения из *P. terebinthaceum* видов *P. deltoideum*, *P. paishanense* и лишь отчасти (но не на видовом уровне) — «*P. formosanum*». Что касается subsp. *aculeolatum*, то наши наблюдения в Приморье показали, что этот внутривидовой таксон, довольно постоянный в своих признаках в южной и центральной частях Сихотэ-Алиня, имеет многочисленные переходные формы к прибрежным популяциям в районах, расположенных южнее Находки. Если

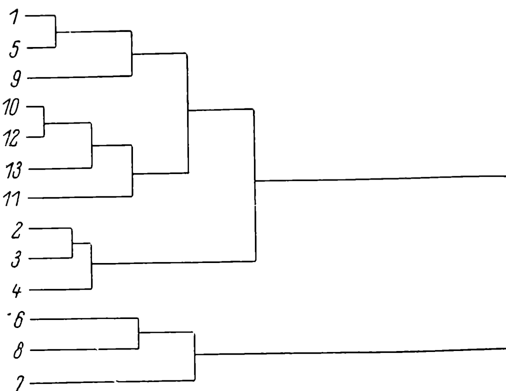
ТАБЛИЦА 1

Размеры пластинки листа и ее конечных долек (см) у различных популяций *Kitagawia terebinthacea* s. l.

№ популяций	Место сбора	Длина пластинки листа	Ширина пластинки листа	Число первичных долек листа	Отношение ширины к длине	Длина первичных долек листа	Ширина первичных долек листа	Отношение ширины к длине	Длина конечных долек листа	Ширина конечных долек листа	Отношение ширины к длине
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Антоновка	11.30±0.81	8.60±0.69	6.55±0.17	0.77±0.04	7.30±0.82	3.90±0.5	0.55±0.08	1.14±0.10	0.3±0.025	0.33±0.057
2	Радде	8.06±0.61	7.0±0.60	6.7±0.33	0.87±0.08	5.8±0.43	2.6±0.24	0.49±0.06	1.1±0.14	0.3±0.017	0.27±0.05
3	Урюпино	8.62±0.42	6.80±0.42	6.8±0.20	0.80±0.06	5.2±0.26	3.0±0.24	0.59±0.03	1.1±0.05	0.31±0.017	0.3±0.01
8	Ивановка	7.90±0.66	7.5±0.52	6.70±0.33	0.97±0.05	5.01±0.51	3.11±0.26	0.58±0.05	1.23±0.05	0.30±0.01	0.23±0.03
9	Клепочная	10.70±0.86	9.29±0.91	6.6±0.26	0.87±0.06	7.69±0.75	3.84±0.31	0.53±0.04	1.16±0.03	0.33±0.02	0.29±0.02
10	Тазинхе	7.7±0.37	7.7±0.45	5.5±0.28	1.01±0.05	4.9±0.22	3.2±0.22	0.65±0.04	1.5±0.17	0.6±0.094	0.36±0.03
12	Нерпа	7.0±0.50	5.7±0.43	6.10±0.34	0.83±0.06	4.60±0.31	3.04±0.28	0.67±0.04	1.25±0.04	0.52±0.083	0.40±0.03
20	Посьет	5.13±0.60	5.25±0.44	4.75±0.26	1.06±0.07	3.40±0.50	2.30±0.28	0.70±0.04	1.52±0.10	0.60±0.05	0.40±0.04
21	Анучино	12.5±0.90	9.50±1.01	7.55±0.30	0.71±0.1	8.8±0.63	4.30±0.30	0.48±0.09	1.23±0.10	0.3±0.24	0.25±0.04
23	Подковочная	10.8±0.36	10.32±0.55	7.0±0.27	0.97±0.06	7.26±0.2	4.24±0.31	0.6±0.05	1.4±0.09	0.34±0.03	0.25±0.01
24	Комиссарово	10.03±0.66	10.05±0.90	6.4±0.22	1.04±0.07	7.4±0.54	4.5±0.40	0.63±0.06	1.3±0.09	0.20±0.014	0.14±0.01
29	Чернятино	11.3±0.67	10.2±0.83	6.9±0.17	0.90±0.11	8.1±0.55	4.6±0.34	0.58±0.03	1.4±0.09	0.3±0.022	0.23±0.007
30	Чапигоу	11.90±0.43	8.00±0.43	7.0±0.31	0.83±0.04	7.00±0.24	4.1±0.17	0.57±0.02	1.5±0.08	0.30±0.02	0.23±0.007

Рис. 2. Фенограмма отношений популяций *Kitagawia terebinthaceae*.

Место сбора: *1* — Антоновка, *2* — Радде, *3* — Урюпино, *4* — Ивановка, *5* — Клепочная, *6* — Тазинхе, *7* — Нерпа, *8* — Посьет, *9* — Анучино, *10* — Подковочная, *11* — Комиссарово, *12* — Чернятино, *13* — Чапигоу.



и можно говорить о самостоятельности этого таксона, то только на внутривидовом уровне, как и предлагал В. Н. Ворошилов.

Итак, мы пришли к выводу, что *K. terebinthacea* надо принимать в более широком объеме по сравнению с трактовкой этого вида в монографии П. Г. Горового, т. е. включать в него *P. deltoideum*, *P. paishanense* и тот таксон, который в этой монографии фигурирует под названием *P. formosanum*. К сожалению, нам до сих пор не удалось получить для изучения типовой материал таксонов, описанных в данной таксономической группе японскими систематиками. Между тем есть определенные основания для сомнения в отношении идентичности растений «*P. formosanum*» из Южного Приморья с материалом из классического района — о. Тайвань (см. также: Ворошилов, 1982). Достаточно обратиться к обработке сем. *Umbelliferae* во «Флоре Тайваня» (Liu, Kao, 1977), где характеризуются два вида рода *Peucedanum* — *P. formosanum* и *P. japonicum*. Первый считается эндемичным для острова, подчеркивается ошибочность его сведения в синонимику *P. terebinthaceum*; в морфологическом описании обращают на себя внимание черты, не свойственные растениям из Приморья: крупные растения 1—2 м выс., листочки обертки иногда трехраздельные, плоды опушенные (по этому признаку не отличается от *P. japonicum*), с 3—5 секреторными канальцами в ложбинках, с 7—8 — на комиссуре. В принятой нами трактовке рода *Kitagawia* этот вид не может быть включен во вновь выделяемый род. Растения из Приморья, поскольку мы полагаем необходимым отметить их как внутривидовой таксон, должны быть описаны заново.

K. terebinthacea subsp. trichootheca M. Pimen. subsp. nov. — A subspecie typica ovariis pubescentibus differt.

ТАБЛИЦА 2

Размеры пластинки листа и ее конечных долек у различных популяций *Kitagawia terebinthacea* (стандартизированные значения

$$\tilde{x} = \frac{x_i - x_{\min}}{x_{\max} - x_{\min}}$$ по каждому признаку)

№ популяции	Место сбора	Признаки 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Антоновка	0.84	0.66	0.65	0.17	0.72	0.69	0.32	0.09	0.25	0.73
2	Радде	0.39	0.34	0.71	0.46	0.44	0.13	0.04	0	0.25	0.50
3	Урюпино	0.47	0.31	0.75	0.26	0.33	0.30	0.50	0	0.27	0.62
8	Ивановка	0.37	0.44	0.71	0.74	0.30	0.35	0.45	0.31	0.25	0.35
9	Клепочная	0.76	0.80	0.67	0.46	0.42	0.67	0.33	0.14	0.32	0.58
10	Тазинхе	0.35	0.48	0.27	0.86	0.28	0.39	0.77	0.95	1	0.85
12	Нерпа	0.25	0.09	0.49	0.34	0.22	0.32	0.86	0.36	0.80	1
20	Посьет	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
21	Анучино	1	0.84	1	0	1	0.87	0	0.31	0.25	0.42
23	Подковочная	0.77	1	0.82	0.74	0.71	0.84	0.55	0.71	0.35	0.42
24	Комиссарово	0.66	0.95	0.60	0.94	0.74	0.96	0.68	0.48	0	0
29	Чернятино	0.84	0.98	0.78	0.54	0.87	1	0.45	0.71	0.25	0.35
30	Чапигоу	0.92	0.54	0.82	0.34	0.67	0.78	0.41	0.95	0.25	0.35

Т у р u s: Oriens Extremis, prov. Primorski, pars australe, prope Chasan, in clivis herbaceis 11 IX 1965, N 12 566, V. N. Woroshilov (MHA).

Р а с п р о с т р а н е н и е. От Забайкалья и восточной Монголии до Сахалина, Курил, Японии, северо-восточного и северного Китая.

3. **K. litoralis (Worosch. et Gorovoi) M. Pimen. comb. nov.** — Peucedanum *litorale* Worosch. et Gorovoi, 1966, Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 41 : 79.

Т у р u s: «Остров Рикорда Приморского края, береговые склоны над морем, 18 IX 1933. В. Л. Комаров» (LE).

Х р о м о с о м н ы е ч и с л а: 2n=22 (Гурзенков, Горовой, 1971).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Южная часть Приморского края (только Хасанский р-н) и, вероятно, прилегающая часть п-ова Корея.

Это растение приморских скал относится, на наш взгляд, к ближайшему родству *K. terebinthacea*, тогда как *P. japonicum*, с которым он был сближен в протологе, отличается от него и от всего комплекса *K. terebinthacea* довольно сильно. В отношении родовой принадлежности последнего вида, имеющего опушенные плоды, мы пока оставляем вопрос открытым, так как, возможно, он и не принадлежит к роду *Kitagawia* по крайней мере в принятом здесь узком смысле.

4. **K. eryngiifolia (Kom.) M. Pimen. comb. nov.** — *Peucedanum eryngiifolium* Kom. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР, 30, 1—2 : 207.

Т у р u s: «In monte Snieshnaja in parte meridionali montium Sichota-alin, in declivi meridionem versus inclinate aperto, 1400 m alt., 15 VII 1930, N 763, I. K. Schischkin» (LE).

Х р о м о с о м н ы е ч и с л а: 2n=22 (Гурзенков, Горовой, 1971).

Р а с п р о с т р а н е н и е. В отличие от Горового (1966) мы ограничиваем область распространения этого вида только горами южного и центрального Сихотэ-Алиня. Все экземпляры с северного Сихотэ-Алиня, а тем более из Приамурья с шипиками на концах зубцов листа мы относим к *K. terebinthacea*. Следует отметить в связи с этим, что *K. eryngiifolia* отличается от *K. terebinthacea* не только и не столько наличием этих шипиков (в горах Приморья и Хабаровского края в типичных для *K. terebinthacea* местообитаниях — сухих дубняках — широко распространена форма этого вида с шипиками на концах зубцов листа, выделенная В. Н. Ворошиловым, и не имеющая прямого отношения к *K. eryngiifolia*), сколько по форме конечных долек и числу лучей зонтика, а также общим габитусом. Признавая при этом, что очень трудно строить какие-либо гипотезы о генетических связях видов, отметим, что предположение Горового о происхождении *P. terebinthaceum* от *P. eryngiifolium* кажется нам менее вероятным, чем противоположное — о формировании высокогорного вида путем трансформации широко распространенного низкогорного предка, который мог быть или самим *K. terebinthacea* или его исходной формой.

5. **K. komarovii M. Pimen. nom. nov.** — *Peucedanum elegans* Kom. 1901, Acta Horti Petrop. 18, 3 : 430, non *P. elegans* (Hoffm.) Sweet, 1830, Hort. Brit. ed. 2 : 250.

Т у р u s: Описан из Северной Кореи («In saxosis montium secus fluvii Jalu, distr. Karami, 24 VII 1897, V. Komarov», LE).

Х р о м о с о м н ы е ч и с л а: n=11 (Ростовцева, 1976), 2n=22 (Ростовцева, 1970; Гурзенков, Горовой, 1971; Solovieva e. a., 1985).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Приморье, п-ов Корея, видимо, северо-восточный Китай.

Для своеобразного и довольно широко распространенного в Приморье *Peucedanum elegans* Kom. мы вынуждены предложить новое название. *P. elegans* Kom. был описан в 1901 г. (Комаров, 1901). Простое и достаточно точно подобранное название вида не вызывало сомнений в отношении своей валидности (см.: Шишкин, 1951; Горовой, 1966; Пименов, Тихомиров, 1981, и др.), пока в 1982 г. (см. Taxon, 31, 1 : 72) не появилась ссылка на много ранее опубликованную комбинацию *P. elegans* (Hoffm.) Sweet, 1830, Hort, Brit. ed. 2 : 250 (=*P. austriacum* (Jacq.) Koch), пропущенную в основных томах и приложениях «Index Kewensis» и практически выпавшую из внимания систематиков зонтичных. Комбинация, предложенная Sweet с прямой ссылкой на базионим — *Oreoselinum elegans* Hoffm. 1814, Umb. ed. 1 : 155, относится к другому виду и

по существу совершенно излишня, но ее «реанимация» делает невозможным дальнейшее употребление биномиала В. Л. Комарова, в том числе и как базионима.

Мы предлагаем новое название, полагая, что у *P. elegans* Kom. нет бесспорных синонимов. M. Kitagawa (1960) в своей фундаментальной сводке систематики зонтичных Японии, северо-восточного Китая и п-ова Корея поместил в синонимике *P. elegans* Kom. вид *P. hakuunense* Nakai (1939, Journ. Jap. Bot. 15 : 740), описанный из бывшей корейской пров. Зеннан. Однако в описании этого вида есть некоторые признаки («. . . segmentis foliorum tertiis ambitu deltoideis», «. . . folia involucralia dilatate convoluta. . .», «. . . radix perennis incrassato elongata divisa. . .» и особенно «ovaria dense papillosa»), не позволяющие идентифицировать эти два вида. Если это так, то в литературе нет названий, заменяющих *P. elegans* Kom. Что же касается *P. hakuunense*, то некоторые признаки, упомянутые в протологе, а особенно описание формы конечных долей листа и опушенных завязей заставляют предположить близость этого таксона не к *K. komarovii*, а к *K. terebinthacea* subsp. *trichootheca*.

ЛИТЕРАТУРА

Валуцкая А. Г., Пименов М. Г. Флавоноиды видов рода *Peucedanum* L. s. l. и их таксономическое значение. — Раст. ресурсы, 1984, т. 20, № 4, с. 481—490. — *Вандышев В. В., Пименов М. Г.* Кумарины некоторых дальневосточных видов рода *Peucedanum.* — Тез. докл. II симп. прир. кумаринам. Л., 1970, с. 47—48. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В. Н., Горовой П. Г.* Новый вид горичника (*Peucedanum*). — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1961, вып. 41, с. 79—81. — *Горовой П. Г.* Зонтичные Приморья и Приамурья. Л.: Наука, 1966. 294 с. — *Гурзенков Н. И., Горовой П. Г.* Числа хромосом видов *Umbelliferae* Дальнего Востока. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 12, с. 1805—1815. — *Комаров В. Л.* Species novae florae Asiae orientalis (Manshuriae et Koreae borealis). — Тр. СПб. бот. сада, 1901, т. 18, вып. 3, с. 419—449. — *Пименов М. Г.* Строение плодов и таксономическое положение *Peucedanum salinum* (*Umbelliferae*). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 11, с. 1492—1494. — *Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. Apiaceae.* — В кн.: *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981, с. 13—33. — *Ростовцева Т. С.* Числа хромосом некоторых видов рода *Peucedanum.* — ДАН СССР, 1970, т. 195, № 1, с. 201—202. — *Ростовцева Т. С.* Числа хромосом ряда видов сем. *Apiaceae* на юге Сибири. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 1, с. 93—99. — *Ростовцева Т. С.* Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae* Lindl. II. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 2, с. 227—230. — *Ростовцева Т. С.* Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae.* III. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 2, с. 206—210. — *Шишкин Б. К.* Род Горичник — *Peucedanum* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 17, М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 168—203. — *Arano H., Saito H.* Cytological studies in family *Umbelliferae.* III. Karyotypes in three genera of *Ostericum*, *Peucedanum* and *Heracleum.* — Kromosomo, 1978, vol. 8, p. 256—262. — *Bell C., Constance L.* Chromosome numbers in *Umbelliferae.* I. — Amer. J. Bot., 1957, vol. 44, N 7, p. 565—572. — *Chuang T. I., Chao C. Y., Hu W. L., Kwan S. C.* Chromosome numbers of vascular plants of Taiwan. I. — Taiwania, 1963, vol. 1, p. 51—66. — *Hiroe M., Constance L. Umbelliferae* of Japan. — Univ. Calif. Publs in Bot., 1958, vol. 30, N 1, p. 1—144. — *Kitagawa M.* Synoptical sketch of *Umbelliferae* from Japan, Korea and Manchuria. — Bul. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1960, vol. 5, N 1, (46), p. 1—35. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta Florae Manchuriae. Vaduz: Cramer, 1980. 715 p. — *Liu T. S., Kao M. T. Umbelliferae.* — In: Flora of Taiwan / Eds. by Li Hui-lin e. a. Vol. 3. Taipei, 1977, p. 938—974. — *Solovieva N. M., Pimenov M. G., Vassilieva M. G. e. a.* Karyotaxonomic study of some species of the genus *Peucedanum* L. s. l. (*Umbelliferae*). — Plant Syst. Evol., 1985, vol. 151, p. 89—101.

Московский государственный университет. Получено 5 V 1985.

УДК 005 : 576.16 : 582.26 Бот. журн., т. 71, № 7

Н. И. Стрельникова, В. А. Николаев

К РЕВИЗИИ РОДОВ *STEPHANOPYXIS* И *PUXIDICULA* (*BACILLARIOPHYTA*)

N. I. STRELNIKOVA, V. A. NIKOLAYEV. A CONTRIBUTION TO THE REVISION OF THE GENERA *STEPHANOPYXIS* AND *PUXIDICULA* (*BACILLARIOPHYTA*)

На основании сходства в морфологическом строении виды родов *Pyxidicula* и *Stephanopyxis* объединены в один род *Pyxidicula*. Приводится список новых комбинаций рода *Pyxidicula*.

Виды рода *Stephanopyxis* Ehr. — преимущественно вымершие формы. В современном планктоне известны лишь 3 вида, тогда как на территории СССР в отложениях мезокайнозоя известно около 40 видов. Род *Pyxidicula* Ehr. встречается реже, он менее разнообразен. По данным F. Mills (1933—1935), известно менее 10 видов рода *Pyxidicula*, из которых в литературе наиболее часто указываются *P. cruciata* Ehr. и *P. weyprechtii* Grun. Таксономия этих родов сложна и запутана.

Род *Pyxidicula* описан C. Ehrenberg (1833), который не выделил типового вида, но первым описанным видом был *P. operculata* Ehrenberg (1833, p. 165, taf. X, fig. 1), позднее отнесенный F. Kützing (1844) к роду *Cyclotella* Kütz. Диагноз рода, составленный Ehrenberg (1833), характеризует лишь общую форму панциря. К этому роду он отнес столь разнообразные формы, что позднее (Ehrenberg, 1844) сам провел ревизию рода и разделил его на несколько подродов: *Dyctiopyxis* Ehrenberg (1844, p. 262), *Stephanopyxis* (l. c., p. 264) и другие и указал, что основное различие между родами *Pyxidicula* и *Stephanopyxis* заключается в наличии шипов у последнего.

Позднее R. Greville (1857, 1859) современные планктонные формы, имеющие морфологическое сходство с родами *Pyxidicula* и *Stephanopyxis*, но образующие колонии в виде цепочек, выделил в новый род *Creswellia* Grev. J. Ralfs (1861) относил виды рода *Creswellia*, описанные Greville, к роду *Stephanopyxis*, хотя и указывал на большое сходство их с родом *Pyxidicula*. A. Grunow (1884), описавший большое число видов рода *Stephanopyxis* и *Pyxidicula*, не признавал самостоятельности рода *Creswellia*. Вслед за Ehrenberg (1844) он считал, что основным отличием рода *Stephanopyxis* от рода *Pyxidicula* является отсутствие шипов у последнего, но этот признак не является надежным, поэтому некоторые виды без шипов он отнес к роду *Stephanopyxis*.

Таксономическая значимость признака — наличие или отсутствие шипов у родов *Pyxidicula* и *Stephanopyxis* — обсуждается более 100 лет. F. Hustedt (1930) принимает точку зрения Grunow (1884) и оставляет роды *Pyxidicula* и *Stephanopyxis* самостоятельными, хотя и отмечает их большое сходство. Взгляды этих авторов на самостоятельность родов *Pyxidicula* и *Stephanopyxis* отражены и в отечественной литературе («Диатомовый анализ», 1949; Жузе, 1963).

Новые данные по морфологии родов *Pyxidicula* и *Stephanopyxis* вновь заставляют поднять вопрос об их самостоятельности. В настоящее время по нашим материалам и литературным данным с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) изучено 26 видов рода *Stephanopyxis* и 2 вида рода *Pyxidicula* (*P. cruciata*, *P. weyprechtii*), что позволяет на современном уровне охарактеризовать морфологическое строение представителей этих родов.

Виды рода *Stephanopyxis* sensu Ehr. имеют пороидные или локулярные ареолы с наружным фораменом и внутренним крибрумом. Крибрум может быть сплошным, не прерванным в зоне межареольных перегородок или прерывистым. Иногда пороидные ареолы разделены сетью анастомозирующих ребер на псевдолокулы. Видимые в световом микроскопе (СМ) шипы, посредством которых створки соединяются в колонии, являются наружными трубками лабиатных выростов. Часто встречаются лабиатные выросты, у которых наружные трубки редуцированы до простых отверстий в стенке створки, а также закрытые ла-

биатные выросты, не имеющие отверстий на наружной поверхности створки. На внутренней поверхности створки лабиатные выросты обычно открываются щелью, окруженной валиковидным утолщением или округлым отверстием без утолщения. У некоторых видов наружные трубки, часто очень длинные, не имеют на внутренней поверхности створки отверстий и таким образом являются замкнутыми выростами. Иногда лабиатные выросты расположены на крибруме ареол и наружные трубки выростов выходят из форамен ареол, причем в пределах одного вида, например *S. nipponica* Gran et Yendo, можно встретить типичные лабиатные выросты, замкнутые выросты и лабиатные выросты, расположенные на крибруме ареол (см. таблицу, *1*, *7*, *9*, *10*).

Изученные нами с помощью СЭМ виды рода *Pyxidicula* sensu Ehr. имеют аналогичное строение (см. таблицу, *1*). Ареолы локулярные, а на загибе створки пороидные с крибрумом, находящимся на внутренней поверхности створки. Лабиатные выросты без наружных трубок, обычно расположенные в виде кольца на загибе створки, часто дополнительно разбросаны по всей поверхности створки без особого порядка. Иногда выросты расположены и на крибруме ареол.

Сходство в строении перфораций (ареолы, лабиатные выросты) у представителей родов *Pyxidicula* и *Stephanopyxis* дополняется и сходством формы панциря — от шаровидного до цилиндрического. Различаются они наличием или отсутствием наружных трубок лабиатных выростов. Длина наружных трубок лабиатных выростов является у этих родов лабильным элементом структуры, который варьирует в широких пределах даже у одного вида. Мы наблюдали колонии *S. nipponica*, отдельные клетки которых имеют длинные наружные трубки лабиатных выростов, равные высоте створки, а у других клеток они были короткие, меньше половины высоты створки, так что створки соседних клеток соприкасаются вершинами. По нашим наблюдениям (Стрельникова, 1974, табл. VIII, фиг. 1, 3 : 5), одна створка панциря имеет наружные трубки лабиатных выростов, а другая лишена их, хотя последнее может быть и артефактом. На отсутствие шипов (лабиатных выростов, в современном понимании) у форм, относимых к роду *Stephanopyxis*, указывали Grunow (1884) и Hustedt (1930).

Таким образом, мы приходим к выводу о целесообразности объединения родов *Pyxidicula* и *Stephanopyxis*, оставляя по приоритету название рода *Pyxidicula*.

Небольшая группа видов рода *Stephanopyxis* была выделена З. И. Глезер (1984) в новый род *Costopyxis* Glez. по данным СМ. Наши исследования с помощью СЭМ показали, что этот род отличается от родов *Pyxidicula* и *Stephanopyxis* наличием пороидных ареол, сгруппированных в псевдолокулы. Лабиатные выросты образуют центральную группу. На наружной поверхности створки выросты имеют длинную трубку, а на внутренней поверхности — щель с утолщенными краями. Некоторые виды рода *Coscinodiscus* Ehr., например *C. dissonus* Schulz, *C. dissoniformis* Streln. и *C. moelleri* A. Schmidt, соответствуют диагнозу рода *Pyxidicula* и их следует включить в этот род. Два вида — *Thalassiosira zabelina* Jousé и *T. usatschevii* Jousé — также рассматриваются как один из видов рода *Pyxidicula* (Макарова, Моисеева, 1986).

Ниже приводятся описание рода *Pyxidicula* с учетом новых данных и список новых комбинаций видов, относящихся к этому роду.

Род *Pyxidicula* Ehr. emend. Streln. et Nikolaev

Syn.: *Stephanopyxis* Ehrenberg, 1844 : 264. — *Creswellia* Greville, 1857 : 538.

Клетки одиночные или образуют колонии в виде цепочек. Панцирь шаровидный, линзовидный или короткоцилиндрический. Поясок отсутствует. Структура образована пороидными или локулярными ареолами с внутренним сплошным или прерывистым крибрумом и наружным фораменом. Лабиатные выросты многочисленные, расположены по всей поверхности створки или образуют одно, реже несколько краевых колец. На наружной поверхности выросты имеют трубки различной длины, округлые отверстия или лабиатные выросты снаружи

закрыты. На внутренней поверхности створки лабиатные выросты открываются щелью с утолщенным валиковидным краем или округлым отверстием без утолщения по краю. Иногда встречаются замкнутые выросты. Часто лабиатные выросты расположены на крибруме ареол и их наружные трубки выступают из форамен ареол.

Виды морские, планктонные. Большей частью вымершие.

Тип рода: *Pyxidicula cruciata* Ehrenberg, 1843. Abh. Königl. Akad. Wissensch. Berlin: 422, Taf. III, 7/6.

Список новых комбинаций рода

P. arctica (Grun.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (см. таблицу, *2*) (*Stephanopyxis turris* var. *arctica* Grunow, 1884 : 91, tab. V, 20—22).

P. barbadensis (Grev.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Creswellia barbadensis* Greville, 1865 : 3, pl. 1, 11; *Stephanopyxis barbadensis* (Grev.) Grunow, 1884 : 91).

P. biseriata (Streln.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis biseriata* Streln. Стрельникова, 1974 : 60, табл. VII, 8, 9).

P. charkoviana (Jousé) Streln. et Nikolaev comb. nov. (см. таблицу, *3*, *4*) (*Stephanopyxis charkovianus* Jousé. Диат. анал., 1949 : 42, табл. 8, 6а—в).

P. corona (Ehr.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Systephania corona* Ehrenberg, 1844 : 272. — *Stephanopyxis corona* (Ehr.) Grunow, 1884 : 90).

P. crenata (Sheshuk.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis crenata* Sheshuk. Шешукова-Порецкая, Глезер, 1964 : 81, табл. I, 6—8). (*P. cruciata* Ehrenberg, 1843 : 422, tab. III, 7/6).

P. defecta (Streln.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis defectus* Streln. Джиноридзе и др., 1979 : 24—27, 35).

P. dissonus (Schulz) Streln. et Nikolaev (*Coscinodiscus dissonus* Schulz, 1935 : 387, tab. 1, 5).

P. dissonus f. dissoniformis (Streln.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Coscinodiscus dissoniformis* Streln. Стрельникова, 1965 : 34, табл. 4, 3, 4; табл. 5, 1, 2).

P. edita (Jousé) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis edita* Jousé. Жузе, 1955 : 85, табл. I, 7).

P. ferox (Grev.) Streln. et Nikolaev (*Creswellia ferox* Greville, 1859 : 166, 15, 16).

P. grunowii (Gr. et St.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis grunowii* Grove et Sturt, 1888 in A. Schmidt, Atlas, 1874—1959, tab. 130, 1—4).

P. inermis (Jousé) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis inermis* Jousé. Жузе, 1961 : 60, табл. 1, 2).

P. joynsonii (A. S.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (см. таблицу, *5*, *6*). (*Stephanopyxis joynsonii* A. Schmidt, Atlas, 1874—1959, tab. 123, 9).

P. lavrenkoi (Jousé) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis lavrenkoi* Jousé. Диат. анал., 1949 : 40, табл. 10, 9а—в).

P. marginata (Grun.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis marginata* Grunow, 1884 : 90, tab. V, 17).

P. megapora (Grun.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis megapora* Grunow, 1884 : 89, tab. V, 24, a, b).

P. moelleri (A. S.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Coscinodiscus moelleri* A. Schmidt, Atlas, 1874—1959, tab. 59, 17).

P. nipponica (Gran et Yendo) Streln. et Nikolaev comb. nov. (см. таблицу, *7—10*) (*Stephanopyxis nipponica* Gran et Yendo, 1913 : 27, 16).

P. palmeriana (Grev.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Creswellia palmeriana* Greville, 1865 : 2, 9; *Stephanopyxis palmeriana* (Grev.) Grunow, 1884 : 90).

P. polaris (Grun.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis turris* var. *polaris* Grunow, 1884 : 89, tab. V, 19, 23, 25).

P. punctata (Jousé) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis punctata* Jousé. Жузе, 1955 : 87, табл. 5, 10а, б).

P. schenkii (Kanaya) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis schenkii* Kanaya, 1959 : 67, tab. 2, 2—4).

P. similis (Sheshuk.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis similis* Sheshuk. Шешукова-Порецкая, 1967 : 135, табл. 12, 5а, б).

P. spinosa (Jousé) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis spinosa* Jousé. Жузе, 1955 : 87, табл. 1, 8).

P. spinosissima (Grun.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis spinosissima* Grunow, 1884 : 90).

P. superba (Grun.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis superba* Grunow, 1884 : 91).

P. turris (Grev. et Arnott) Streln. et Nikolaev comb. nov. f. turris *Stephanopyxis turris* var. *intermedia* Grunow, 1884 : 87, tab. V, 8, 9). **f. cylindrus (Grun.) Streln. et Nikolaev comb. nov.** (*Stephanopyxis turris* var. *cylindrus* Grunow, 1884 : 87).

P. uralensis (Streln.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis uralensis* Streln. Стрельникова, 1971: 42, табл. 1, 6, 7).

P. weissflogii (A. S.) Streln. et Nikolaev comb. nov. (*Stephanopyxis weissflogii* A. Schmidt, Atlas, 1874—1959, tab. 123, 2).

ЛИТЕРАТУРА

Глезер З. И. Значение исследований по систематике диатомовых водорослей для биостратиграфии и палеогеографии. — Ежегод. ВПО, 1984, т. 27, с. 284—298. — *Диатомовый* анализ. Кн. 2. М.; Л: Госгеолиздат, 1949. 238 с. — *Джиноридзе Р. Н., Жузе А. П., Стрельникова Н. И.* Описание диатомовых водорослей. — В кн.: История микропланктона Норвежского моря. Л.: Наука, 1979, с. 32—71. — *Жузе А. П.* Новые виды диатомовых палеогенового возраста. — Бот. материалы отд. споровых раст. БИН АН СССР. Т. 10, М.; Л., 1955, с. 81—103. — *Жузе А. П.* Морские диатомовые водоросли миоценового и плиоценового возраста Дальнего Востока. — Бот. материалы споровых раст. БИН АН СССР. Т. 14. М.; Л., 1961, с. 59—70. — *Жузе А. П.* Тип *Bacillariophyta*. — В кн.: Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 55—122. — *Макарова И. В., Моисеева А. И.* Новый вид рода *Pyxidicula* Ehr. (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 2, с. 244—245. — *Николаев В. А.* О значении строения ареол для таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 8, с. 1040—1047. — *Стрельникова Н. И.* Редкие и новые виды позднемеловых диатомовых водорослей восточного склона Полярного Урала. — Нов. сист. низш. раст., 1965, с. 29—37. — *Стрельникова Н. И.* Новые виды диатомовых водорослей из позднемеловых отложений Приполярного Урала. — Нов. сист. низш. раст., 1971, с. 41—51. — *Стрельникова Н. И.* Диатомеи позднего мела. М.: Наука, 1974. 202 с. — *Шешукова-Порецкая В. С.* Неогеновые морские диатомовые водоросли Сахалина и Камчатки. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. 327 с. — *Шешукова-Порецкая В. С., Глезер З. И.* Новые виды морских палеогеновых диатомовых водорослей УССР. — Нов. сист. низш. раст., 1964, с. 78—92. — *Ehrenberg C. G.* Dritter Beitrag zur Erkenntnis grosser Organisation in der Richtung des Kleinsten Raumes. — Abh. Berl. Akad., 1833, S. 145—336. — *Ehrenberg C. G.* Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. — Leipzig, 1938. 147 S. — *Ehrenberg C. G.* Verbreitung und Einflus des microskopischen Lebens in Süd- und Nord-Amerika. — Abh. Königl. Akad. Wissensch. Berlin, 1843, S. 291—445. — *Ehrenberg C. G.* Untersuchungen über die kleinsten Lebensformen in Quellenlande des Euphrats und Araxes, so wie über eine an neuen Formen sehr reiche marine Tripelbildung von den Bermuda-Inseln vor. — Bericht. Verh. Königl, Akad. Wissensch. Berlin, 1844, S. 253—276. — *Gran H. H., Yendo K.* Japanese Diatoms. I. On *Chaetoceros*. II. On *Stephanopyxis*. — Vidensk. Skrifter. J. Mat.-Naturv. Kl., Christiania, 1913, N 8, p. 1—29. — *Greville R. K.* Notice of a new genus *Diatomaceae* (Appendix). — Trans. Roy. Soc. Edinburg, 1857, vol. 21, pt. 4, p. 536—538. — *Greville R. K.* Description of *Diatomaceae* observed in Californian Guano. — Quart. J. Microsc. Sci., 1859, vol. 7, p. 155—166. — *Greville R. K.* Descriptions of new and rare Diatoms. Ser. XIV. — Trans. Microscop. Soc. London, n. s., 1865, vol. 13, p. 1—10. — *Grunow A.* Die Diatomeen von Franz-Josefs Land. — Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Cl., Wien, 1884, Bd 48, Abt. 2, S. 53—109. — *Hustedt F.* Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz mit Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete. — In: Rabenhorsts Kryptogamen-Flora Deitschland, Österreichs und Schweiz. Leipzig, 1930, Bd 7, Teil 1. 925 S. — *Kanaya T.* Miocene Diatoms assamblages from the Onnagawa Formation and their distribution in the correlative formations in Northeast Japan. — Sci. Rep. Tohoku Univ. Sendai, Japan, Second Ser. (Geology), 1959, vol. 30, p. 1—130. — *Kützing F. T.* Die Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. — Nordhausen, 1844, 152 S. — *Mills F.* An index to the genera and species of the Diatomaceae and their synonyms. 1816—1931, part XVIII. London, 1933—1935, p. 1321—1400. — *Ralfs J.* Sub-group *Diatomeae* or *Diatomaceae*. — In: *Pritchard A.* A history of the infusoria, living and fossil. London, 1861, p. 765—948. — *Schmidt A.* Atlas der Diatomaceenkunde. — Aschersleben — Leipzig, 1874—1959. — *Schulz P.* Diatomeen aus senonen Schwammgesteinen der Danziger Bucht. — Bot. Archiv, 1935, Bd 37, Hf 3, S. 383—413.

Ленинградский государственный университет,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 X 1985.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.526.53 : 581.524.44 (571.651)

Ю. Г. Алеев, В. Д. Бурдак

К КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ОЦЕНКЕ СТЕПЕНИ РАЗВИТИЯ ПОВЕРХНОСТИ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ

YU. G. ALEYEV, V. D. BURDAK. ON THE QUANTITATIVE ESTIMATION OF THE DEVELOPMENTAL DEGREE OF SHOOT SYSTEM SURFACE IN PLANTS

Предлагается применение нового физического показателя — приведенной удельной поверхности S_0 — для ботанических объектов. Сравнивается динамика S_0 побеговых систем в онтогенезе 4 видов растений и определяется ее адаптивное значение. Выявлены различия в S_0 побеговых систем двух жизненных форм стрелолиста обыкновенного — наземной и погруженной, отмечено их адаптивное значение.

Количественная оценка степени развития поверхности побеговой системы растений представляет интерес при решении многих проблем их экологии, морфологии и физиологии. Особенно важное значение эта оценка приобретает при изучении закономерностей онтогенетического развития растений, поскольку в индивидуальном развитии, как правило, изменяется соотношение поверхности и объема побеговой системы, что является одним из факторов, определяющих общий уровень метаболической активности. Не менее важное значение указанная оценка имеет и при сравнительном изучении растений, в частности разных жизненных форм в рамках одного вида.

Известное представление о развитии поверхности побеговой системы растений дает величина ее удельной поверхности S_W, являющаяся отношением поверхности S объекта (в данном случае побеговой системы) к его объему W. Однако служить характеристикой габитуальных особенностей объекта величина удельной поверхности S_W не может, поскольку для геометрически подобных тел разного размера она различна, так как уменьшается с увеличением абсолютных размеров тела. В этом проявляется так называемый масштабный эффект, общий для всех объектов. Например, для шара при диаметре $D=0.001$ м $S_W=6\,000$ м$^{-1}$, тогда как при $D=0.01$ м $S_W=600$ м$^{-1}$, а при $D=0.1$ м — $S_W=60$ м$^{-1}$.

Поэтому для оценки степени развития поверхности тела растения может быть использован только такой показатель, значения которого не зависят от абсолютных размеров тела. Этому требованию полностью удовлетворяет предложенный ранее одним из авторов (Алеев, 1972, 1976) критерий приведенной удельной поверхности S_0, определяемый по формуле

$$S_0=\frac{\sqrt{S}}{\sqrt[3]{W}}.$$

Величина S_0 представляет собой отношение стороны квадрата, площадь которого равна площади поверхности данного тела, к стороне куба, объем которого равен объему этого тела. В отличие от удельной поверхности S_W величина приведенной удельной поверхности S_0 совершенно не зависит от абсолютных размеров тела и отражает только степень развития его поверхности. Если, например, с увеличением размеров шара величина S_W, как мы видели, уменьшается, то S_0 для шара любого размера сохраняется равной 2.19, т. е. форма шара, как и всякого другого тела, может быть охарактеризована единственным зна-

чением S_0. Это свойство показателя S_0 позволяет использовать его для сравнительной количественной характеристики степени развития поверхности любых тел самой разнообразной формы и размеров. Показатель S_0 дает возможность впервые оценить с количественной стороны особенности формы тела планктонных и нектонных организмов, что имело важное значение для понимания сущности различий между планктоном и нектоном (Алеев, 1972, 1976).

Авторами получены значения S_W и S_0 для побеговых систем четырех видов растений — ели колючей *Picea pungens*, березы бородавчатой *Betula pendula*, элодеи канадской *Elodea canadensis* и валлиснерии спиральной *Vallisneria spiralis*. Элементы побеговых систем делили на простые геометрические фигуры, площадь поверхности которых S и объем W определяли по формулам планиметрии и стереометрии. Для элодеи канадской и валлиснерии спиральной все площади поверхностей и объемы побеговых систем были определены непосредственно прямыми измерениями. Для ели колючей и березы бородавчатой измерения проводили на определенных характерных блоках побеговых систем, т. е. измеряли площади поверхности и объемы конкретных ветвей, после чего результаты умножали на число ветвей соответствующего порядка.

Найденные величины S_W и S_0, а также высота побеговой системы L показаны в таблице, из которой видно, что удельная поверхность S_W у всех исследованных видов в онтогенезе в той или иной мере уменьшается. Приведенная удельная поверхность S_0, напротив, у всех видов увеличивается; это означает, что в онтогенезе побеговая система растения не остается геометрически себе подобной (как шары разного размера), а становится все более разветвленной, т. е. происходит прогрессивное развитие ее поверхности. Смысл применения критерия S_0 в данном случае именно в том и состоит, что он показывает меру изменения формы побеговой системы в онтогенезе, характеризуя ее с количественной стороны конкретными значениями. Происходящее в онтогенезе увеличение приведенной удельной поверхности побеговой системы направлено на компенсацию упомянутого выше масштабного эффекта, нежелательного для адсотрофных организмов. У элодеи канадской за счет увеличения S_0 происходит почти полная компенсация масштабного эффекта, благодаря чему уменьшение S_W практически сведено к нулю. У ели колючей, березы бородавчатой и валлиснерии спиральной уменьшение S_W более значительно.

В целом показатель S_0 позволяет констатировать для ели колючей и березы бородавчатой более значительное развитие поверхности побеговой системы, чем у элодеи канадской и валлиснерии спиральной, что в первую очередь определяется более крупными абсолютными размерами первых по сравнению со вторыми. Применение показателя S_0 дает возможность видеть количественную сторону этих различий, необходимую при выполнении любых функционально-морфологических исследований.

Величины S_0 для отдельных листьев исследованных растений различаются меньше, чем для целых побеговых систем, и для одного листа составляют у *Picea pungens* — 3.82, у *Betula pendula* — 5.58, у *Flodea canadensis* — 4.73, у *Vallisneria spiralis* — 8.23. Таким образом, если величины S_0 для побеговых систем элодеи канадской и березы бородавчатой различаются примерно на порядок (см. таблицу), то для листьев этих растений они значительно более близки и составляют соответственно 4.73 и 5.58. Это отвечает идентичной фотосинтетической функции листьев у разных растений, для осуществления которой чаще всего требуется более или менее близкое соотношение объемов и поверхностей фотосинтезирующего органа. В то же время с помощью показателя S_0 можно сравнивать на количественной основе строение листьев различных растений. Из приведенных цифр, например, видно, что у ели колючей листья характеризуются гораздо более низкими значениями S_0, чем у березы бородавчатой, возможно, это соответствует большей приспособленности фотосинтезирующей системы ели колючей к функционированию в условиях низких температур.

Значения S_W и S_0 были также получены авторами для побеговых систем двух жизненных форм стрелолиста обыкновенного *Sagittaria sagittifolia* — наземной и погруженной. У наземной формы с характерными стреловидными листьями побеговая система при высоте около 0.39 м характеризуется значениями $S_W=$

Удельная поверхность S_W и приведенная удельная поверхность S_0 побеговых систем растений (указана высота побеговой системы L)

L, м	S_W, м$^{-1}$	S_0
Picea pungens		
0.10	4276	7.20
0.30	4080	12.93
1.30	2327	22.67
1.65	2273	25.23
7.00	2290	44.74
10.00	2283	50.00
Betula pendula		
0.19	9644	17.12
0.57	9082	20.13
1.72	7045	28.03
3.50	5924	36.05
6.50	5833	48.56
9.50	5310	53.23
21.00	5363	101.82
24.00	5312	101.50
Elodea canadensis		
0.05	6983	7.73
0.10	7039	8.74
0.15	6993	9.31
0.25	6772	9.86
0.35	6402	10.01
0.55	6233	10.50
Vallisneria spiralis		
0.01	8333	3.89
0.02	13330	5.54
0.06	11680	7.42
0.14	8000	8.23
0.29	6152	9.20
0.68	6161	11.90
0.90	6150	12.10
Sagittaria sagittifolia		
наземная форма		
0.39	1426	6.85
погруженная форма		
0.70	4000	11.24

$=1426$ м$^{-1}$ и $S_0=6.85$. Погруженная форма, имеющая сидячие линейные листья, при высоте побеговой системы 0.70 м имеет значения $S_W=4000$ м$^{-1}$ и $S_0=11.24$. Таким образом, у погруженной жизненной формы по сравнению с наземной величина S_0 для побеговой системы примерно вдвое больше, что указывает на приспособленность формы погруженных листьев к увеличению их удельной поверхности и соответствует более низкой освещенности в водной среде по сравнению с воздушной; показатель S_0 в данном случае позволяет судить о количественной стороне этой приспособленности.

С таким же успехом показатель S_0 может быть применен и для анализа корневых систем растений (Алеев, Оскольская, 1983).

Как видно из сказанного, показатель S_0 может быть полезным при решении самых разнообразных вопросов морфологии и экологии растений.

ЛИТЕРАТУРА

Алеев Ю. Г. О биогидродинамических различиях планктона и нектона. — Зоол. журн., 1972, т. 51, № 1, с. 5—12. — *Алеев Ю. Г.* Нектон. Киев: Наук. думка, 1976. 391 с. — *Алеев Ю. Г., Оскольская О. И.* О соотношении адсорбционной активности побеговой и корневой систем у валлиснерии (*Vallisneria spiralis* L.). — Экология моря, 1983, вып. 15, с. 27—29.

Институт биологии южных морей АН УССР,
Севастополь.

Получено 16 III 1984.

УДК (018) : 582.26 Бот. журн., т. 71, № 7

Ю. Б. Околодков

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФАЗОВО-ТЕМНОПОЛЬНОГО УСТРОЙСТВА И ГЛЮКОЗОФОРМАЛЬДЕГИДНОЙ СРЕДЫ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ДИАТОМОВЫХ И ПЕРИДИНИЕВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

YU. B. OKOLODKOV. THE USE OF PHASE-DARK FIELD DEVICE AND GLUCOSE-FORMALDEHYDE MEDIUM FOR INVESTIGATION OF DIATOMS AND PERIDINEAN ALGAE

Даны рекомендации по использованию фазово-темнопольного устройства МФА-2 фирмы ЛОМО с препаратами различных типов. Описаны преимущества глюкозоформальдегидной среды для приготовления постоянных препаратов водорослей.

Важнейшими критериями при оценке любого метода являются его доступность и экономичность. Несмотря на то что электронный микроскоп (в основном сканирующий) широко используется при изучении морфологии панциря диатомовых и перидиниевых водорослей, для большинства ученых, имеющих дело с ними, световой микроскоп остается основным орудием исследования. Применение электронного микроскопа не всегда оправдано не только временными и финансовыми затратами, но и получаемыми результатами. Кроме того, методы световой микроскопии в отличие от электронно-микроскопических приемлемы в полевых условиях.

Одним из таких методов, который практически повышает разрешающую способность светового микроскопа, является фазово-темнопольный. Для его осуществления было использовано фазово-темнопольное устройство МФА-2 фирмы ЛОМО. Хотя метод фазового контраста в широком понимании включает в себя фазово-темнопольный как разновидность, для краткости изложения будем считать их различными методами.

Материалом для работы послужили пробы фитопланктона Чукотского моря. Проведен анализ микрофотоснимков, полученных с помощью фотонасадки фирмы Цейсс на 35-миллиметровую пленку «Микрат-200» и фотонасадки МФН-8 фирмы ЛОМО на репродукционно-штриховые фотопластинки 9×12 см.

Фазово-темнопольное устройство может быть успешно использовано при определении тонкопанцирных видов центрических и мелких пеннатных форм диатомовых. Прозрачные объекты, невидимые или еле заметные в светлом поле, становятся хорошо видимыми. МФА-2 предназначено для изучения тонких (не более 0.005 мм) малоконтрастных препаратов («Устройство. . .», 1970). Фазово-темнопольное устройство превосходит по силе контрастирования обычные фазовоконтрастные (Пешков, 1955). Толстые створки лучше исследовать методом фазового контраста, который в отличие от фазово-темнопольного дает меньше радужных контуров в изображении толстых объектов, но понижает разрешающую способность микроскопа. Фазово-темнопольный метод более полезен при изучении планктонных диатомовых. Бентосные виды (*Pleurosigma angulatum* (Queck.) W. Sm. и *Surirella gemma* Ehr.), принятые в качестве тест-объектов для проверки разрешающей способности объективов, не могут служить для определения возможностей фазово-темнопольного устройства вследствие относительно грубой структуры их створок.

В процессе использования фазово-темнопольного устройства были выработаны некоторые рекомендации в дополнение к изложенным в его инструкции.

После включения кольцевой диафрагмы иногда необходимо проводить повторную фокусировку изображения диафрагмы осветителя в плоскости объекта. Для этого, как правило, надо изменить положение конденсора. Для работы МФА-2 настройка освещения должна быть осуществлена наиболее тщательно. В отличие от метода светлого поля работа с МФА-2 невозможна без настройки освещения по принципу Кёлера.

МФА-2 целесообразно использовать в сочетании со светло-синим фильтром, так как чувствительность метода возрастает с уменьшением длины волны света. В этом случае становятся лучше видны детали объекта, а кроме того, в большей

степени по сравнению с самим объектом снижается яркость золотисто-коричневого фона, что повышает качество фотоснимков. При этом лучше применять осветители повышенной мощности, например ОИ-24 (100 Вт). Зеленые светофильтры, обычно рекомендуемые для работы с ахроматическими объективами, непригодны в случае с МФА-2, так как сильно снижают яркость изображения.

К сожалению, фотоснимки, получаемые с помощью фазово-темнопольного метода, не отражают его преимуществ, заметных при наблюдении в микроскоп, что не мешает получать качественные рисунки изучаемых объектов.

Для подсчета числа элементов структуры панциря диатомовых в некоторых случаях приходится превышать верхний предел полезного увеличения микроскопа в 1.5—2 раза (Аппельт, 1959).

МФА-2 можно использовать для изучения относительно грубых створок диатомовых путем включения кольцевой диафрагмы, не соответствующей выбранному объективу. Например, лучшее изображение *Porosira glacialis* (Grun.) Jörg., отличающееся четкими контурами и отчетливо видимой радиальной исчерченностью поверхности створки, было получено при сочетании объектива 90×1.25 ФА и кольцевой диафрагмы для объектива 20×0.40 ФА.

При эксплуатации МФА-2 отпадает надобность работать диафрагмой конденсора для улучшения видимости деталей строения объекта. Значительно легче обнаружить все детали морфологии, которые упоминаются в современных определителях диатомовых водорослей, составленных на основе изучения в светлом поле. Гораздо сильнее выявляется рельефность поверхности панциря.

Работу МФА-2 мы оценивали на временных (водных) и постоянных препаратах. При этом были использованы объективы 40×0.65 ФА, 70×1.23 ФА (водной иммерсии) и 90×1.25 ФА (масляной иммерсии). Объектив 40×0.65 ФА, несмотря на свою низкую апертуру, в фазово-темнопольном режиме позволяет в любых препаратах различать те детали объекта, которые бывают не заметны с объективом 40×0.95 в светлом поле. Для изучения деталей строения водорослей во временных препаратах особенно удобен объектив 70×1.23 ФА, почти равный по апертуре объективу 90×1.25 ФА. Он сокращает расход иммерсионного масла и позволяет избежать процедур по его удалению. После подсыхания дистиллированной воды или удаления ее фильтровальной бумагой препарат вновь становится доступным для просмотра с помощью сухих объективов с небольшим рабочим расстоянием, что исключается после изучения временного препарата посредством объектива 90×1.25 ФА.

Фазово-темнопольное устройство применялось нами на постоянных препаратах трех типов. В первом случае диатомовые водоросли после очистки панцирей от органики путем кипячения в концентрированном растворе серной кислоты (Кольбе, 1916) просматривали в воздушной среде. Такой способ почти не дал положительных результатов, облегчая лишь определение размеров и расположения шипиков на щетинках представителей рода *Chaetoceros*.

Во втором случае очищенный от органического вещества материал заключали в приготовленную нами анилино-формальдегидную смолу по методике А. А. Эльяшева (1957). Такие препараты особенно хороши для изучения панцирей отдельных клеток диатомовых по фазово-темнопольному методу.

В третьем случае материал, фиксированный формалином, заключали в глюкозоформальдегидную среду — раствор, содержащий 30 % безводной D (+) глюкозы в 4 %-ном формалине, по методике C. E. Taft (1978). К 1 капле пробы добавляли 1—2 капли глюкозоформальдегидной среды. Застывание среды до желеобразной консистенции проходит за период от нескольких часов до нескольких суток. В отличие от Taft мы считаем необходимым окантовывать препараты лаком. Глюкозоформальдегидная среда допускает применение просветляющих веществ и красителей. Для определения перидиниевых водорослей мы пользовались жавелевой водой и водным раствором трипанового синего, рекомендуемыми И. А. Киселевым (1950). Сделанные таким способом препараты удовлетворяют требованиям фитопланктонолога, имеющего дело с представителями разных отделов водорослей. В частности, фазово-темнопольный метод в сочетании с методикой приготовления препаратов по Taft является весьма перспективным при изучении перидиниевых, разрушающихся при действии сильных окислителей, используемых при очистке панцирей в диатомовом анализе.

Такое сочетание методик особенно действенно при изучении пустых панцирей перидиней. При определении перидиниевых часто необходимо изменять положение исследуемого экземпляра в препарате. Это можно сделать, разогрев препарат над пламенем спиртовки.

В препарате, приготовленном по методике Taft, при помощи МФА-2 у *Navicula septentrionalis* (Grun.) Gran нам удавалось просчитывать до 32 штрихов в 10 мкм (в «Диатомовом анализе» (1950) число штрихов для этого вида не указано). У *Thalassiosira gravida* Cl. отчетливо заметны отдельные слизистые нити в пучке, соединяющем клетки в колонию, что можно выявить также при помощи некоторых красителей, например метиленового синего. У колониальных видов становится возможным одновременно изучать детали морфологии отдельных клеток и особенности строения колоний.

Таким образом, сочетание методики приготовления препаратов по Taft с фазово-темнопольным методом может во многих случаях освободить исследователя от необходимости удаления органического вещества из клеток диатомовых, а также позволяет определять другие группы организмов в одном препарате. Отпадает необходимость в использовании некоторых красителей, допускается применение флуоресцентного метода, обеспечиваются долгосрочное хранение препаратов и многократное повторное изучение отдельных колоний и клеток водорослей.

Автор благодарит Ю. Е. Петрова за ценные советы и замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Аппельт Г. Введение в методы микроскопического исследования: Пер. с нем. М.: Медгиз, 1959. 426 с. — *Диатомовый* анализ. Кн. 3. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядок *Pennales* / Под общ. ред. А. Н. Криштофовича. М.; Л.: Госгеолиздат, 1950. 635 с. — *Киселев И. А.* Панцырные жгутиконосцы (*Dinoflagellata*) морей и пресных вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 280 с. — *Кольбе Р. Р.* К технике приготовления препаратов диатомовых водорослей. — Журн. микробиологии, 1916, т. 3, № 1—2, с. 69—76. — *Пешков М. А.* Цитология бактерий. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 220 с. — *Устройство* фазово-темнопольное МФА-2. Инструкция к пользованию. Л., 1970. 20 с. — *Эльяшев А. А.* О простом способе приготовления высокопреломляемой среды для диатомового анализа. — Тр. НИИ геол. Аркт., 1957, вып. 4, с. 74—75. — *Taft C. E.* A mounting medium for fresh-water plankton. — Trans. Amer. Microsc. Soc., 1978, vol. 97, N 2, p. 263—264.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 21 II 1985.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 561

ПАМЯТИ ПАВЛА ИВАНОВИЧА ДОРОФЕЕВА (1911—1985)

I. A. ILJINSKAJA, N. N. TZVELEV. IN MEMORIAL PAVEL IVANOVICH DOROFEEV (1911—1985)

10 августа 1985 г. на 75 году жизни скончался Павел Иванович Дорофеев, старший научный сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, доктор биологических наук, признанный глава советской палеокарпологической школы и ученый с мировым именем.

П. И. родился 15 января 1911 г. в г. Нижнеудинске Иркутской обл. в многодетной семье железнодорожного рабочего. До 1937 г. П. И. жил в Сибири, где окончил Иркутский институт советского права, работал учителем, прошел действительную воинскую службу.

В 1937 г. П. И. поступил на географический факультет Ленинградского государственного университета, который, однако, смог окончить только в 1947 г. 5 лет ушли на службу в армии в трудные годы Великой Отечественной войны. Он участвовал в тяжелых оборонительных боях на Ленинградском фронте, и после войны, работая в Ботаническом институте, почти ежегодно в день Победы выезжал с друзьями-ветеранами в район пос. Гостилицы — место наиболее ожесточенных боев, которые вела его воинская часть.

В университете П. И. специализировался на кафедре ботанической географии. Особенно плодотворной для его дальнейшей деятельности была практика под руководством профессора А. А. Корчагина в Уссурийской тайге.

С палеокарпологией П. И. познакомился только в 1947 г., когда он был принят в аспирантуру при университете, и его руководитель — академик А. Н. Криштофович — предложил ему заняться этим разделом палеоботаники, по которому в Ленинграде еще не было ни одного специалиста. С этого времени палеокарпология стала делом жизни П. И., и он отдал ей все свои силы и время. Консультацию по методике палеокарпологии П. И. получил у работающего в Новосибирске основателя советской палеокарпологической школы П. А. Никитина, который познакомил его со всеми достижениями этой, тогда еще совсем молодой науки. П. И. на всю жизнь сохранил добрую память о своих учителях. Он посвятил им многие из описанных новых видов, провел большую работу по составлению и изданию «Сборника памяти А. Н. Криштофовича» и написал о нем статью для этого сборника, подготовил к печати рукопись Никитина «Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области» и осуществил всю работу по изданию этой книги. Он был и автором некрологов о Криштофовиче (совместно с В. И. Грубовым) и Никитине. Многие положения, выдвинутые Никитиным и Криштофовичем, получили подтверждение и дальнейшее развитие в работах П. И. Его палеокарпологические работы пользовались большим вниманием академика В. Н. Сукачева, с которым у П. И. были теплые дружеские отношения, несмотря на некоторые расхождения взглядов в отношении плейстоценовых оледенений.

Полевые работы во время аспирантуры П. И. провел в составе экспедиции Гидропроекта, руководимой Г. И. Горецким — будущим академиком АН БССР, близкие дружеские отношения с которым не прерывались до последних дней жизни П. И. В 1951 г. П. И. успешно защитил кандидатскую диссертацию на

тему «Неогеновые и четвертичные флоры юго-востока европейской части СССР». Первые годы после аспирантуры П. И. работал старшим инженером в Палеонтологической лаборатории Гидропроекта. С декабря 1953 г. он начал работать в лаборатории палеоботаники Ботанического института АН СССР, где проработал до конца своих дней. Ежегодно, а нередко и по 2—3 раза в году он выезжал в экспедиции главным образом с геологами и геоморфологами, занимавшимися третичными и четвертичными отложениями. В результате им были накоплены обильные материалы по ископаемым плодам и семенам, а также другим макроостаткам растений из различных районов нашей страны и из отложений различного возраста: от мела до голоцена. Начав с бассейнов Дона и Волги, он затем многократно работал в Башкирии в содружестве с известным геологом и стратиграфом В. Л. Яхимович. Позднее его маршруты охватили также правобережную Украину и Закарпатскую обл., Абхазию, Калининградскую обл., Белоруссию, Тамбовскую и Воронежскую области, Западную Сибирь.

Кроме богатейших материалов, собранных лично П. И. во время экспедиций, очень большое число образцов с растительными остатками ежегодно присылали ему геологи, а отчасти также коллеги-палеоботаники со всех концов нашей страны. В частности, очень обильный и интересный материал П. И. получил из труднодоступных районов Западной Сибири от томского палеоботаника М. Г. Горбунова. Титанический труд по промывке и разборке огромного количества образцов всегда выполнял сам П. И., а ведь многие из этих образцов, особенно из четвертичных отложений, оказывались пустыми или малоинтересными, хотя на обработку их затрачивалось немало труда. Во время экспедиций, если для этого имелись возможности, П. И. уже на месте проводил предварительную промывку большого количества породы с прослойками растительных остатков, чтобы не привозить в Ленинград лишние десятки, а то и сотни килограммов.

Только благодаря напряженной и умело организованной работе, выполнявшейся П. И. с большой увлеченностью, в лаборатории БИНа был создан богатейший и уникальный музейный фонд палеокарпологических коллекций, число которых превышает 560 номеров. Количество представленных в них видов так велико, что трудно поддается учету. Отметим только, что среди представленных в коллекциях образцов имеется много типов ископаемых видов, описанных П. И. впервые для науки.

В 1965 г. П. И. защитил докторскую диссертацию на тему «Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований». К этому времени он уже стал общепризнанным лидером советской палеокарпологии и одним из крупнейших палеокарпологов мира. Вполне естественно, что он переписывался и регулярно обменивался работами со всеми советскими и зарубежными палеокарпологами, а также со многими известными палеоботаниками других направлений, интересующимися флорами кайнофита. Пожалуй, наиболее близкие отношения у него были с доктором Dieter H. Mai из ГДР, доктором M. E. J. Chandler из Великобритании и доктором M. S. Lancucka-Srododoniowa из Польши. Mai и Lancucka-Srododoniowa приезжали в Ленинград для консультаций с П. И., а с M. E. J. Chandler он длительное время вел оживленную деловую и дружескую переписку.

Научные и дружеские связи с советскими и зарубежными коллегами помогли П. И. создать обширную коллекцию современных плодов, семян и макроспор, совершенно необходимую для правильного определения ископаемых образцов. Значение этой уникальной коллекции для будущего советской палеокарпологии трудно переоценить. Кроме того, в результате широкого обмена печатными работами с советскими и иностранными коллегами П. И. собрал также уникальную по своей полноте библиотеку по палеокарпологии, которая осталась в лаборатории палеоботаники в качестве его мемориальной библиотеки.

Огромную ценность представляют многочисленные научные работы П. И., отчасти опубликованные в виде монографий, отчасти — в виде статей, рассеянных в различных ботанических и геологических журналах. Всегда они были оформлены самым тщательным образом, а все упоминающиеся в них виды документировались фотографиями и рисунками, выполненными самим П. И. Нельзя не отметить, что фотографирование объемных палеокарпологических объектов

для печати является чрезвычайно трудным делом, но П. И. овладел им в совершенстве. В последние годы П. И. увлекался анатомическими исследованиями ископаемых плодов и семян, что открыло новые возможности для их определения и сравнения с современными плодами и семенами.

Список опубликованных работ П. И. насчитывает 234 наименования. Из них отдельными книгами вышли «Третичные флоры Западной Сибири» (1963), «Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону» (1966), «Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане» (1969), «Третичные флоры Урала» (1970) и «Ископаемые *Potamogeton*» (1986). К сожалению, полностью законченная им и готовая для сдачи в печать большая монография «Третичные флоры Тамбовской области» пока не опубликована.

Большая работа была выполнена П. И. в помощь геологическому картированию и разработке стратиграфии кайнофита нашей страны. По многочисленным просьбам геологов он специально обрабатывал и определял многие сотни образцов из разных концов нашей страны, в том числе образцы, добытые при поисковых работах на нефть в Тюменской обл. и на алмазы в Якутии.

П. И. давал многочисленные консультации не только палеоботаникам, как советским, так и зарубежным, но и «необотаникам», интересующимся плодами и семенами современных растений. Например, с ним всегда можно было посоветоваться в отношении видовой принадлежности гербарного экземпляра рдеста (*Potamogeton*) со зрелыми плодами, или о возможном родстве каких-либо таксонов на основании строения их плодов и семян. Вопросы филогении отдельных таксонов его всегда живо интересовали. Не случайно в ряде работ, в особенности специально посвященных таким родам, как *Euryale*, *Caulinia*, *Myriophyllum*, *Brasenia*, *Decodon*, *Azolla*, *Potamogeton* и др., он пытался выяснить последовательность смен одних ископаемых видов другими и их взаимоотношения, время существования отдельных видов, действительный возраст современных видов, нередко незаслуженно принимавшихся за очень древние. Имея по многим родам обширный материал из отложений различного возраста, он предполагал написать еще целый ряд монографических работ с целью воссоздания прошлой истории этих родов, однако монография по очень сложному в систематическом отношении роду *Potamogeton* оказалась последней.

Много времени П. И. уделял своим ученикам, требуя от них в первую очередь увлеченности своим делом и тщательности в работе. Его непосредственные ученики — палеокарпологи доктор биологических наук Ф. Ю. Величкевич и кандидаты биологических наук Т. Д. Колесникова, А. Г. Негру и К. П. Проскурин.

Боевые заслуги П. И. в годы Великой Отечественной войны отмечены орденами Красной Звезды, Славы III степени и медалями «За отвагу», «За оборону Ленинграда», «За победу над Германией». Однако он не любил вспоминать военные годы и всегда предпочитал таким воспоминаниям беседы о проблемах любимой науки или о проблемах искусства, к которому относился с большой любовью и уважением. Особенно любил и глубоко понимал он классическую музыку, которую был готов слушать часами.

Последние 26 лет П. И. жил со своей сестрой — А. И. Дорофеевой, заботы которой, несомненно, во многом способствовали его невероятной трудоспособности. Он очень любил своих родных и оказывал им щедрую помощь. Скромный, но очень требовательный к себе, П. И. был великим тружеником. Оценивая результаты проделанной им работы, трудно представить, что все это сделано только одним человеком за 38 лет.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ П. И. ДОРОФЕЕВА

(*составлен И. А. Ильинской*)[1]

1950. Ископаемая ель *Picea orientalis* (L.) Link. на юге северного Урала. — Бот. журн., т. 35, № 3, с. 274—283.

1951. Местичні рослини з околиць Одеси. — Бот. журн. АН УССР, т. 8, № 3, с. 31—40.

Неогеновые и четвертичные флоры юго-востока европейской части СССР: Автореф. дис. . . . канд. географ. наук. Л. 8 с.

[1] Составитель благодарит Ф. Ю. Величкевича, К. П. Проскурина и Н. Н. Цвелева за помощь, оказанную при составлении списка.

О находке ископаемых остатков *Metasequoia* в третичных отложениях бассейна Зеи. — Докл. АН СССР, т. 77, № 5, с. 885—887.

1952. Плиоценовые растения Урала. — Бот. журн., т. 37, № 6, с. 850—856.

1953. Ископаемые растения р. Ваенги, притока Северной Двины. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, вып. 10, с. 270—289. (Совместно с А. Н. Криштофовичем).

Четвертичная флора района Новохоперска. — Бюл. комис. по изуч. четв. периода, № 17, с. 22—23. (Совместно с П. А. Никитиным).

1954. Африкан Николаевич Криштофович (некролог). — Бот. журн., т. 39, № 2, с. 305—312. (Совместно с В. И. Грубовым).

Развитие и достижения палеоботаники в СССР (за 1943—1953). — В кн.: Вопросы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 491—517. (Совместно с В. И. Грубовым).

1955. Ископаемая флора с р. Б. Юксы в Зап. Сибири. — Докл. АН СССР, т. 102, № 6, с. 1207—1210.

Ископаемая шишка сосны из сарматских отложений Таманского полуострова. — В кн.: Геол. сб. (ВНИГРИ), т. III. Л.: Гостоптехиздат, с. 326—329.

К палеокарпологическим исследованиям третичной флоры Казахстана. — Мат. по истории фауны и флоры Казахстана, т. I, Алма-Ата: Наука АН КазССР, с. 117—125.

Меотическая флора из окрестностей г. Одессы. — Тр. Бот. ин-та, сер. 1, вып. 11, с. 109—143.

Несколько замечаний к рисс-вюрмской флоре окрестностей г. Галича. — Бот. журн., т. 40, № 3, с. 366—375.

О находке понтической флоры на Украине. — Докл. АН СССР, т. 102, № 5, с. 1017—1018.

Об остатках растений из третичных отложений в районе с. Новоникольского на Иртыше в Западной Сибири. — Докл. АН СССР, т. 101, № 5, с. 941—944.

Сарматские растения с рек Тилигула и Ю. Буга. — Тр. БИН, сер. 1, вып. 11, с. 144—160.

1956. Грибы, мхи (данные о распространении), *Abies* sp., *Pinus* sp., *Glyptostrobus europaeus* и др. (всего 28 форм). В кн.: Колаковский А. А. Плиоценовая флора Дуаба. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 9, с. 214, 219, 221—223, 225, 226, 228—230, 232, 242, 251—254, 263.

О находке третичной флоры на Алтае. — Докл. АН СССР, т. 109, № 5, с. 1027—1029.

О плиоценовой флоре нижней Камы. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву 75 лет со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 171—181.

О плиоценовой флоре Самарской луки. — Докл. АН СССР, т. 110, № 4, с. 665—667.

О плиоценовой флоре с р. Курейки. — Докл. АН СССР, т. 110, № 3, с. 449—452. (Совместно с А. А. Межвилком).

Плейстоценовые флоры Нижней Волги и Ахтубы. — Бот. журн., т. 41, № 6, с. 810—829.

1957. А. Н. Криштофович как палеоботаник. — В кн.: Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 7—11.

Материалы к познанию западносибирской третичной флоры (ископаемая флора с. Екатерининского близ г. Тары). — В кн.: Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 277—312.

Новые данные о плиоценовой флоре Камы. — Докл. АН СССР, т. 117, № 3, с. 487—490.

Новый ископаемый род сем. *Taxodiaceae* — *Parataxodium*. — Бот. журн., т. 42, № 1, с. 114—119. (Совместно с И. Н. Свешниковой).

О верхнеплейстоценовой флоре с. Дречалуки в Белоруссии. — Докл. АН СССР, т. 117, № 2, с. 303—306.

О межледниковой флоре с. Коренево под Москвой. — Бюл. комис. по изуч. четв. периода, № 21, с. 138—140.

О плиоценовой флоре нагавских глин на Дону. — Докл. АН СССР, т. 117, № 1, с. 124—126.

О семенах рода *Ampelopsis* Michaux из третичных отложений территории СССР. — Бот. журн., т. 42, № 4, с. 643—648.

1958. Некоторые итоги изучения плейстоценовых флор юго-востока европейской части СССР. — Бюл. комис. по изуч. четв. периода, № 22, с. 24—25.

Новые данные об олигоценовой флоре д. Белоярки на р. Тавде в Западной Сибири. — Докл. АН СССР, т. 123, № 3, с. 543—545.

Новые данные об олигоценовой флоре у д. Реженки в Западной Сибири. — Докл. АН СССР, т. 123, № 1, с. 171—174.

О новом виде р. *Proserpinaca* L. для третичной флоры СССР. — Бот. журн., т. 43, № 9, с. 1337—1340.

О раннечетвертичной флоре у д. Фатьяновки на Оке. — Бот. журн., т. 43, № 7, с. 1034—1039.

Coniferae gen., *Pinus* sp. II, *Carex* sp., *Cladium* aff. *mariscus* и др. (всего 53 вида) в работе Колаковского А. А. Первое дополнение к Даубской плиоценовой флоре. — Тр. Сух. бот. сада, вып. 11, с. 317, 318, 322—327, 329, 331—336, 352—357, 360, 362, 364—366, 368.

1959. Ископаемая шишка сосны из нижнемеловых отложений р. Кубани. — Материалы к «Основам палеонтологии», вып. 3. М.: Изд-во АН СССР, с. 123—124.

Материалы к познанию миоценовой флоры Ростовской обл. — В кн.: Пробл. ботаники, вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 143—189.

О находке *Azolla interglacialica* Nikit. в четвертичных отложениях р. Оки. — Бюл. комис. по изуч. четв. периода, № 23, с. 87—91.

О находке остатков рода *Sciadopitys* в верхнемеловых отложениях Урала. — Докл. АН СССР, т. 128, № 6, с. 1276—1278. (Совместно с И. Н. Свешниковой).

О новых видах *Azolla* для третичной флоры СССР. — Бот. журн., т. 44, № 12, с. 1756—1763.

О раннечетвертичной флоре д. Жидовщизны на Немане. — Докл. АН СССР, т. 124, № 2, с. 421—423.

О третичной флоре д. Лежанки на р. Иртыше. — Палеонтол. журн., № 2, с. 123—133.

Об олигоценовой флоре с. Козюлино в устье р. Томи. — Докл. АН СССР, т. 127, № 5, с. 1103—1105.

1960. Новые данные о лихвинской (миндель-рисской) флоре. — Бюл. комис. по изуч. четв. периода, № 24, с. 47—55.

Новые данные о третичных флорах Киреевского яра на Оби.— Докл. АН СССР, т. 133, № 1, с. 211—213.

О палеокарпологическом методе в палеоботанике. — Палеонтол. журн., № 1, с. 128—141.

О плиоценовой флоре Башкирского Предуралья. — В кн.: Вопр. геологии вост. окраины Русской платформы и Ю. Урала, вып. 5. Уфа: Изд-во Башк. фил. АН СССР, с. 15—31.

О третичной флоре Белоруссии. — Бот. журн., т. 45, № 10, с. 1418—1434.

Об олигоценовой флоре Дунаевского яра на р. Тым в Западной Сибири. — Докл. АН СССР, т. 132, № 3, с. 659—661.

Памяти П. А. Никитина. Некролог. — Бот. журн., т. 45, № 4, с. 619—624.

Плейстоценовые флоры Северного Прикаспия. — В кн.: Вопр. геологии вост. окраины Русской платформы и Ю. Урала, вып. 5. Уфа: Изд-во Башк. фил. АН СССР, с. 95—99.

1961. Новые данные о третичной флоре из района с. Антропово на р. Тавде. — Докл. АН СССР, т. 137, № 4, с. 923—926.

1962. К стратиграфии континентальных третичных отложений Западной Сибири по палеокарпологическим данным. — Докл. палеобот. конф.Томск: Изд-во Томск. ун-та, с. 18—22.

Материалы к ископаемой флоре Мамонтовой горы на Алдане. — В кн.: Пробл. ботаники, вып. 6, с. 46—54. (Совместно с Л. Н. Тюлиной).

Мегаспоры, семена и плоды из третичных отложений Западной Сибири. — Тр. Сибирск. н.-исслед. ин-та геол., геоф. и мин. сырья, вып. 22, Л.: Гостоптехиздат, с. 369—415.

О возрасте нагаевской толщи. — Докл. АН СССР, т. 145, № 6, с. 1335—1337. (Совместно с Ю. П. Барановой).

О находке миоценовой флоры в низовьях Оби. — Докл. АН СССР, т. 144, № 3, с. 649—651.

О плиоценовой флоре Башкирии. — Бот. журн., т. 47, № 6, с. 787—801.

О флорах бещеульской свиты Иртыша. — Докл. АН СССР, т. 145, № 2, с. 381—383.

Палеокарпологические данные к стратиграфии третичных отложений Западной Сибири. — Тр. Сибирск. н.-исслед. ин-та геол., геоф. и мин. сырья, вып. 22. Л.: Гостоптехиздат, с. 360—365.

1963. Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 5—180.

О представителях рода *Athrotaxis* из палеогена Калининградской обл. — Палеонт. журн., № 2, с. 116—125. (Совместно с И. Н. Свешниковой).

О третичной флоре г. Светлогорска Калининградской области. — Докл. АН СССР, т. 152, № 4, с. 206—208.

Порядок *Marsiliales*. — В кн.: Основы палеонтологии. Т. 14. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М.: Изд-во АН СССР, с. 598—599.

Порядок *Salviniales*. — Там же, с. 599—601.

Семейство *Pinaceae*. — В кн.: Основы палеонтологии. Т. 15. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Изд-во лит. по геологии и охране недр, с. 265—279. (Совместно с В. В. Зауер, И. Н. Свешниковой, И. А. Шилкиной, А. А. Яценко-Хмелевским).

Семейство *Cabombaceae*. — Там же, с. 439—440.

Семейство *Nymphaeaceae*. — Там же, с. 440—442. (Совместно с Е. Д. Заклинской).

Семейство *Ceratophyllaceae*. — Там же, с. 442—443.

Семейство *Menispermaceae*. — Там же, с. 444—446. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном, С. Р. Самойлович, Т. Д. Колесниковой).

Семейство *Ranunculaceae*. — Там же, с. 446—448. (Совместно с Е. Д. Заклинской, В. А. Самылиной).

Семейство *Ulmaceae*. — Там же, с. 459—463. (Совместно с И. А. Ильинской, С. Р. Самойлович, С. К. Черепановым, И. А. Шилкиной).

Семейство *Moraceae*. — Там же, с. 463—465. (Совместно с И. А. Ильинской, С. Р. Самойлович).

Семейство *Urticaceae*. — Там же, с. 466—467.

Семейство *Caryophyllaceae*. — Там же, с. 494. (Совместно с Е. Д. Заклинской).

Семейство *Chenopodiaceae*. — Там же, с. 494—497. (Совместно с Е. Д. Заклинской).

Семейство *Polygonaceae*. — Там же, с. 497.

Семейство *Hypericaceae*. — Там же, с. 502—503.

Семейство *Elatinaceae*. — Там же, с. 503.

Семейство *Violaceae*. — Там же, с. 504.

Семейство *Cucurbitaceae*. — Там же, с. 504—505.

Семейство *Capparidaceae*. — Там же, с. 505—506.

Семейство *Brassicaceae*. — Там же, с. 506.

Семейство *Ericaceae*. — Там же, с. 509—513. (Совместно с М. Д. Узнадзе, Е. Д. Заклинской).

Семейство *Primulaceae*. — Там же, с. 517—518.

Семейство *Malvaceae*. — Там же, с. 525—526.

Семейство *Euphorbiaceae*. — Там же, с. 527—528. (Совместно с Т. Н. Байковской, Г. М. Романовской).
Семейство *Thymelaeaceae*. — Там же, с. 528—529.
Семейство *Rosaceae*. — Там же, с. 529—537. (Совместно с Т. Н. Байковской, М. Г. Горбуновым, Е. Д. Заклинской).
Семейство *Saxifragaceae*. — Там же, с. 539—540. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).
Семейство *Droseraceae*. — Там же, с. 540.
Семейство *Lythraceae*. — Там же, с. 546—547.
Семейство *Onagraceae*. — Там же, с. 552—553. (Совместно с Н. Д. Мчедлишвили).
Семейство *Haloragaceae*. — Там же, с. 555—556.
Семейство *Hippuridaceae*. — Там же, с. 556.
Семейство *Sabiaceae*. — Там же, с. 566.
Семейство *Linaceae*. — Там же, с. 567.
Семейство *Apiaceae*. — Там же, с. 575—576. (Совместно с Г. М. Романовской).
Семейство *Vitaceae*. — Там же, с. 586—590. (Совместно с Т. Н. Байковской, Н. С. Громовой).
Семейство *Santalaceae*. — Там же, с. 590—592. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном, Н. В. Кручининой).
Семейство *Menyanthaceae*. — Там же, с. 598.
Семейство *Rubiaceae*. — Там же, с. 599.
Семейство *Caprifoliaceae*. — Там же, с. 599—602. (Совместно с Т. Н. Байковской, Н. С. Громовой).
Семейство *Sambucaceae*. — Там же, с. 602—603. (Совместно с Т. Н. Байковской Н. С. Громовой).
Семейство *Valerianaceae*. — Там же, с. 603.
Семейство *Solanaceae*. — Там же, с. 605—606.
Семейство *Pedaliaceae*. — Там же, с. 606—607.
Семейство *Lamiaceae*. — Там же, с. 607—609. (Совместно с Н. В. Кручининой).
Семейство *Asteraceae*. — Там же, с. 609—612. (Совместно с Г. М. Романовской).
Семейство *Butomaceae*. — Там же, с. 613. (Совместно с Л. А. Куприяновой).
Семейство *Alismataceae*. — Там же, с. 613—615. (Совместно с Л. А. Куприяновой).
Семейство *Hydrocharitaceae*. — Там же, с. 615—616. (Совместно с Л. А. Куприяновой).
Семейство *Potamogetonaceae*. — Там же, с. 617—618. (Совместно с Л. А. Куприяновой).
Семейство *Zannichelliaceae*. — Там же, с. 618—619.
Семейство *Najadaceae*. — Там же, с. 619.
Семейство *Zingiberaceae*. — Там же, с. 622.
Семейство *Cyperaceae*. — Там же, с. 623—626. (Совместно с Л. А. Куприяновой, Т. Н. Байковской, В. А. Самылиной).
Семейство *Araceae*. — Там же, с. 632—634.
Семейство *Sparganiaceae*. — Там же, с. 634—635. (Совместно с Л. А. Куприяновой).
Семейство *Typhaceae*. — Там же, с. 635—636. (Совместно с Л. А. Куприяновой).
Третичные растения Казахстана. — Бот. журн., т. 48, № 2, с. 171—181.
Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 346 с.
1964. О плейстоценовой флоре с. Вышгород на Днепре.— Бот. журн., т. 48, № 8, с. 1093—1099.
Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л. 43 с.
Сарматская флора г. Апшеронска. — Докл. АН СССР, т. 156, № 1, с. 82—84.
1965. Выступление на совещании по истории плейстоценовой флоры. — Бюл. комис. по изуч. четв. периода, № 30, с. 196—200.
Новые данные о плиоценовой флоре Башкирии. — В кн.: Стратиграфия четвертичн. отл. Урала. М.: Недра, с. 191—219.
О некоторых проблемах истории флоры. — Бот. журн., т. 50, № 11, с. 1509—1522.
Палеоботанические коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. (К 250-летию Ботанического института). — Бот. журн., т. 50, № 10, с. 1490—1497. (Совместно с И. А. Ильинской, В. А. Самылиной, Н. С. Снигиревской, И. А. Шилкиной).
Плиоценовые флоры Башкирии и их сопоставление с флорами Западной Европы. — В кн.: Кайнозой Башкирского Предуралья, т. 2, ч. 2. М.: Недра, с. 182—187.
1966. О миоценовой флоре из окрестностей с. Юровского на Иртыше. — Бот. журн., т. 51, № 10, с. 1480—1489.
О плодах *Comptonia* из третичных отложений СССР. — Докл. АН СССР, т. 167, № 4, с. 910—913.
О флоре эпохи гиппариона. — Палеонтол. журн., № 1, с. 124—134.
Об олигоценовой флоре с. Смолинского на р. Бутке в Зауралье. — Докл. АН СССР, т. 168, № 3, с. 683—686.
Палеокарпологические данные к стратиграфии неогена Закарпатья. — В кн.: Проблемы геологии и рудоносности неогена Закарпатья. Львов: Изд-во Львов. ун-та, с. 28—30.
Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону. М.; Л.: Наука. 88 с.
1967. О некоторых третичных представителях рода *Betula* L. — Докл. АН СССР, т. 173, № 3, с. 681—684.
О неогеновой флоре пос. Житковичи на юге Белоруссии.— Докл. АН БССР, т. 11, № 8, с. 719—723.
О плиоценовой флоре Белоруссии. — В кн.: Нижний плейстоцен ледниковых районов Русской равнины. М.: Наука, с. 92—110.

О флоре горизонта пестрых глин у дер. Детковичи на юге Белоруссии. — Докл. АН БССР, т. 11, № 12, с. 1109—1112.
Палеокарпологические данные к стратиграфии третичных отложений Западной Сибири. — В кн.: Стратигр. и палеонтол. мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. Л.: Наука, с. 270—276.
1968. О двух неогеновых флорах с юго-востока Белоруссии. — Докл. АН БССР, т. 12, № 1, с. 66—69.
О плодах рода *Limnocarpus* C. Reid из палеогеновых отложений СССР. — Докл. АН СССР, т. 180, № 6, с. 1467—1470.
Об олигоценовой флоре Зауралья. — Палеонтол. журн., № 2, с. 111—119.
Палеокарпологические данные к истории третичных флор севера Восточной Сибири. — В кн.: Кайнозойская история Полярного бассейна и ее влияние на развитие ландшафтов северных территорий. Л.: Гидрометеорологическое изд-во, с. 59—61.
Про мегаспори *Salvinia*, *Azolla* та *Pilularia* із неогенових відкладів України. — Укр. бот. журн., т. 25, № 6, с. 63—71.
1969. Декілька однодольних із неогеновоі флори України. — Укр. бот. журн., т. 26, № 1, с. 3—9.
Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. Л.: Наука. 125 с.
Олигоценовая флора дер. Стародубка на Днепре. — Докл. АН БССР, т. 13, № 5, с. 464—466. (Совместно с С. С. Маныкиным).
1970. Два нових види *Brasenia* для третинноі флори України. — Укр. бот. журн., т. 27, № 6, с. 743—748.
К систематике некоторых ископаемых *Juglandaceae*. — Бот. журн., т. 55, № 11, с. 1596—1604.
О плодах *Eucommia* из неогенных отложений СССР. — Докл. АН СССР, т. 193, № 4, с. 918—921. (Совместно с А. Г. Негру).
О семенах *Eoeuryale* Miki из неогеновых отложений СССР. — Докл. АН СССР, т. 190, № 3, с. 694—697. (Совместно с А. Г. Негру).
Про плоди роду *Myrica* L. з міоценових відкладів України та Молдавіі. — Укр. бот. журн., т. 27, № 4, с. 502—507. (Совместно с А. Г. Негру).
Третичные флоры Урала. Л.: Наука. 67 с.
1971. К систематике ископаемых бразений Белоруссии. — Докл. АН БССР, т. 15, № 4, с. 343—346. (Совместно с Ф. Ю. Величкевичем).
Новыя матэрыялы аб плияцэнавай флоры Беларусі. — В кн.: Антрапаген Беларусі. Мінск: Наука и техника, с. 154—165. (Совместно с Ф. Ю. Величкевичем).
О плиоценовой флоре дер. Холмеч на Днепре. — Докл. АН СССР, т. 200, № 4, с. 917—920.
О позднеплиоценовой флоре дер. Дворец на Днепре. — Докл. АН СССР, т. 200, № 5, с. 1173—1176. (Совместно с Ф. Ю. Величкевичем).
Об ископаемых *Pilularia* Белоруссии. — Докл. АН БССР, т. 15, № 2, с. 169—172. (Совместно с Ф. Ю. Величкевичем).
1972. К систематике предковых форм *Euryale*. — Бот. журн., т. 57, № 9, с. 1047—1054.
Плід пальми *Nipa burtinii* (Brongniart) Ettingshausen з нижньоеоценових відкладів Донбасу. — Докл. АН УССР, сер. Б, № 9, с. 815—818. (Совместно с С. А. Мороз).
Третичные флоры бассейна р. Омолоя. — В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л. Наука, с. 41—112.
1973. К систематике ископаемых наяд подрода *Caulinia* (Willd.) Aschers. — Бот. журн., т. 58, № 3, с. 385—394.
К систематике ископаемых *Myriophyllum*. — Докл. АН БССР, т. 17, № 9, с. 849—852.
К систематике предковых форм *Brasenia*. — Палеонтол. журн., № 2, с. 103—111.
Плоды и семена аира из неогена Белоруссии. — Докл. АН БССР, т. 17, № 7, с. 656—659.
1974. К истории рода *Glyptostrobus* Endl. — Бот. журн., т. 59, № 1, с. 3—13.
Magnolia. Виды, установленные по семенам. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР, т. 1. Л.: Наука, с. 15—17.
Liriodendron. Виды, установленные по семенам. — Там же, с. 18—20.
Cabombaceae. — Там же, с. 52—62.
Nymphaeaceae. — Там же, с. 62—85.
Ceratophyllaceae. — Там же, с. 85—88.
Palaeosinomenium. — Там же, с. 96.
Sinomenium. — Там же, с. 96—97.
Ranunculaceae. — Там же, с. 104—107.
Fortunearia. — Там же, с. 130.
Liquidambar. Виды, установленные по остаткам плодов. — Там же, с. 132—133.
Eucommia. Виды, установленные по плодам. — Там же, с. 154—155.
1975. К систематике некоторых *Taxodiaceae*. — Палеонтол. журн., № 1, с. 105—116.
1976. К систематике неогеновых *Proserpinaca* Белоруссии. — Докл. АН БССР, т. 20, № 11, с. 1036—1038.
К систематике плиоценовых *Alisma* Белоруссии. — В кн.: Новые виды ископаемых животных и растений Белоруссии. Минск: Наука и техника, с. 191—192.
К систематике третичных *Taxodium*. — Бот. журн., т. 61, № 10, с. 1364—1373.
1977. К систематике ископаемых *Decodon* J. F. Gmel. (*Lythraceae*). — Бот. журн., т. 62, № 5, с. 664—672.
К систематике неогеновых *Potamogeton* Белоруссии. — Докл. АН БССР, т. 21, № 8, с. 736—738.

О третичных *Caldesia* Белоруссии. — Докл. АН БССР, т. 21, № 2, с. 176—178.
Симбугинская флора. — В кн.: Фауна и флора Симбугино. М.: Наука, с. 35—86.
1978. К систематике ископаемых *Alnus*. — В кн.: Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, с. 355.
К систематике неогеновых *Caulinia* Willd. — Бот. журн., т. 63, № 8, с. 1089—1101.
Несколько интересных рдестов из неогена Белоруссии. — Докл. АН БССР, т. 22, № 1, с. 68—71.
1979. К систематике третичных *Azolla* из секции *Azolla*. — Бот. журн., т. 64, № 9, с. 1259—1272.
К систематике третичных *Sparganium*. — В кн.: Советская палеокарпология. М.: Наука, с. 53—75, 153—160.
Некоторые итоги и проблемы советской палеокарпологии. — В кн.: Советская палеокарпология. М.: Наука, с. 13—25.
Новые материалы к палеокарпологической характеристике верхнемиоценовых отложений северо-восточной части Волыно-Подольской плиты. — В кн.: Палеонтол. сб., Львов: «Вища школа», с. 100—103. (Совместно с В. А. Горецким, А. Б. Богуцким).
О плиоценовой флоре Даньшино на Дону. — В кн.: Проблемы антропогена. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, с. 87—94.
О семенах меловых хвойных. — Бот. журн., т. 64, № 3, с. 307—319.
1980. К систематике третичных *Azolla* секции *Rhizosperma*. — Бот. журн., т. 65, № 3, с. 297—310.
1981. К систематике третичных *Marsileaceae*. — Бот. журн., т. 66, № 6, с. 792—801.
1982. *Hemiptelea*. Виды, установленные по плодам. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР, т. 2. Л.: Наука, с. 18.
Zelkova. Виды, установленные по плодам. — Там же, с. 20.
Celtis. Виды, установленные по эндокарпиям. — Там же, с. 22.
Aphananthe. — Там же, с. 22—24.
Morus. Виды, установленные по эндокарпиям. — Там же, с. 26—32.
Brussonetia. — Там же, с. 33—34.
Ficus. Виды, установленные по эндокарпиям. — Там же, с. 40—42.
Moroidea. — Там же, с. 42—43.
Cannabaceae. — Там же, с. 43—48.
Urticaceae. — Там же, с. 48—59.
Fagus. Виды, установленные по плюскам. — Там же, с. 72—73.
Quercus. Виды, установленные по плодам. — Там же, с. 113.
Alnus. Виды, установленные по плодам. — Там же, с. 128—137.
Duschekia. — Там же, с. 137.
Betula. Виды, установленные по плодам. — Там же, с. 142—146.
Tubela. — Там же, с. 147—162.
Carpinus. Виды, установленные по плодам. — Там же, с. 166—170.
Ostrya. Виды, установленные по плодам. — Там же, с. 171.
Corylus. Виды, установленные по плодам. — Там же, с. 175.
К систематике третичных *Typha*. — В кн.: Палеокарпологические исследования кайнозоя. Минск: Наука и техника, с. 5—26.
1983. Два новых вида *Liriodendron* из третичных отложений СССР. — Бот. журн., т. 68, № 10, с. 1401—1408.
Новый вид рдеста (*Potamogeton* L., *Potamogetonaceae*). — Нов. сист. высш. раст., т. 20, с. 4—6. (Совместно с Н. Н. Цвелевым).
Плоды *Trapella* (*Trapellaceae*) из неогена СССР. — Бот. журн., т. 68, № 7, с. 883—888.
1984. Демшинск. — В кн.: Опорные разрезы нижнего плейстоцена бассейна Верхнего Дона. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, с. 138—146.
К систематике и истории рода *Brasenia* (*Cabombaceae*). — Бот. журн., т. 69, № 2, с. 137—148.
Корреляция разрезов плиоцена Нижней Камы. — В кн.: Антропоген Евразии. М.: Наука, с. 53—62. (Совместно с Е. А. Блудоревой, К. В. Николаевой, П. Г. Ясновым).
Плиоценовые флоры европейской части СССР. — В кн.: Антропоген Евразии. М.: Наука, с. 142—150.
Семенные флоры. — В кн.: Опорные разрезы нижнего плейстоцена бассейна Верхнего Дона. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, с. 169—172.
Список флоры из крутоярской толщи у с. Моисеево. Там же, с. 32—34.
1985. Корреляция семенных флор Русской равнины. — В кн.: Верхний плиоцен бассейна Верхнего Дона. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, с. 104—109.
О плиоценовой флоре европейской части СССР. — В кн.: Проблемы плейстоцена. Минск: Наука и техника, с. 63—86.
Польнолапинское межледниковое озеро — уникальный объект нижнего плейстоцена Дона. — Бюл. комис. по изуч. четв. периода, № 54, с. 40—65. (Совместно с М. Н. Валовой, Ю. И. Иосифовой, Р. В. Красненковым, Ю. Н. Либерманом, Е. А. Шелешкиной).
1986. Ископаемые *Potamogeton* (пособие для определения ископаемых плодов). Л.: Наука. 136 с.
О позднеплиоценовой флоре села Моисеево на юге Тамбовской области. — Бот. журн., т. 71, № 1, с. 3—15.

РАБОТЫ, СДАННЫЕ В ПЕЧАТЬ

Новые виды *Salvinia* из третичных отложений Тамбовской области и Западной Сибири. — Бот. журн.

О плиоценовой флоре дер. Дворец на Днепре. — В кн.: Проблемы палеоботаники. Л.: Наука.

Об ископаемых *Salvinia* СССР. — Бот. журн.

Плейстоцен нижнего течения реки Урал. Уфа: БФАН СССР. (Совместно с В. Л. Яхимович, В. К. Немковой, Ф. И. Сулеймановой, М. Г. Поповой-Львовой, Г. А. Хабибуллиной).

Раннеплейстоценовая флора г. Демшинск. — В кн.: Новые данные по плейстоцену Центральных районов Европейской части СССР. М.: Наука.

И. А. Ильинская, Н. Н. Цвелев.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 II 1986.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524 (7)

Physiological Ecology of North American Plant Communities / Ed. by B. F. Chabot and H. A. Mooney. — N. Y.; London: Chapman and Hall, **1985**. 351 S. (**Физиологическая экология североамериканских растительных сообществ** / Под ред. Б. Ф. Чебо и Г. А. Муни, 1985)

T. A. RABOTNOV (*A REVIEW*). PHYSIOLOGICAL ECOLOGY OF NORTH-AMERICAN PLANT COMMUNITIES, 1985

Судя по «Предисловию», книга посвящена выдающемуся американскому экологу и фитоценологу В. Д. Биллингсу (W. Dwight Billings) — основоположнику исследований в области физиологической экологии растений в США. Он изучал пустынные, а затем арктические и альпийские растения.

В книгу включены статья Billings «Историческое развитие физиологической экологии растений» и 14 статей различных авторов, подводящих итоги исследований, проведенных в США по изучению физиологической экологии растений основных экосистем Северной Америки: Арктики, высокогорий, тайги, западных горных лесов, хвойных лесов тихоокеанского Северо-Запада, теплых пустынь с однолетними и многолетними растениями, сообществ пустынных суккулентов, холодных пустынь, чапорралей, злаковников (прерий), листопадных лесов, сообществ морских побережий и дюн, прибрежных маршей. В особой статье рассмотрены тропические и субтропические леса Гавайских островов.

В статье Billings наибольший интерес для советского читателя представляют данные о развитии экологии растений в США. Есть смысл поэтому остановиться на рассмотрении некоторых из них. Первым создателем настоящей школы в области экологии растений в США был ученик Аза Грея, миколог по специальности Ч. Е. Бесси (Charles E. Bessey), начавший преподавание в Университете штата Небраска в Линкольне в 1884 г. Среди его учеников особенно выдающимися были Р. Паунд (Rescoe Pound) и Ф. Е. Клементс (Frederic E. Clements). Они в возрасте менее 25 лет создали научный труд, ставший классическим, — «Phytogeography of Nebrasca» (1897). В нем было отмечено, что на авторов оказали влияние работы О. Друде. В это же время в Университете Чикаго начал работать Г. Ч. Каулс (Henry Chander Cowles), изучивший под влиянием E. Warming сукцессии растительности дюн по побережью южной части оз. Мичиган и опубликовавший в 1899 г. по этому вопросу серию классических работ. Таким образом, в то время американские экологи растений испытали на себе влияние западно-европейских исследователей.

В начале текущего столетия Clements преподавал физиологию растений в Университете штата Небраска (г. Линкольн), где проводил большие исследования в области экспериментальной фитоценологии. В 1907 г. он опубликовал книгу «Физиология и экология растений», в которой была подчеркнута тесная связь экологии и физиологии растений. Он провел (особенно в последний период жизни) ряд исследований в области физиологической экологии растений. Таким образом, диапазон исследований Clements был очень широким: не только изучение сукцессий и растений-индикаторов, но и вопросы экспериментальной фитоценологии и физиологической экологии растений. Clements имел мало докторантов, но два его ученика стали выдающимися учеными: Дж. Е. Уивер (John E. Weaver) и Г. Л. Шанц (Homer Lerroy Schantz). Объек-

тами их исследований были прерии (главным образом в районе Линкольна, Небраска), а у Schantz, помимо того, — растения пустынь западных штатов. Weaver и его ученики внесли существенный вклад в изучение корневых систем растений. Schantz стал авторитетом в области изучения взаимоотношений между растениями и почвой в аридных регионах. Он усовершенствовал методы использования растений как индикаторов физических и химических свойств почвы. Weaver и Schantz были пионерами в разработке научных основ рационального использования природных пастбищ.

В 1903 г. была организована лаборатория по изучению пустынь в Таксоне (Аризона), ставшая центром активных исследований в области физиолого-экологических исследований в первые десятилетия текущего столетия. Инициатором ее организации был Ф. В. Ковилл (Frederic V. Coville), предложивший возникшему в то время Институту Карнеги в Вашингтоне организовать пустынную ботаническую лабораторию для «изучения приспособлений растений к аридному климату и субстрату необычного состава». Coville совместно с Д. Т. Мак Дуголлом (Daniel T. MacDougall) выбрал место для станции в пустыне Сонора вблизи г. Таксон. Первым руководителем ее был В. А. Кеннон (W. A. Cannon). Вклад этой лаборатории в разработку проблем физиологической экологии растений очень значителен. В ней работали выдающиеся исследователи: Cannon и Mac Dougall изучали корневые системы и водный обмен, Ф. Шрив (Forrest Schreve) — распространение растений и растительности в зависимости от теплового и водного режимов; Clements — растения-индикаторы и палеоэкологию Юго-Запада. В 1925 г. здесь работал молодой Г. Вальтер. Здесь Schreve независимо от Л. Г. Раменского и Г. Глизона и почти одновременно с ними (1915 г.) обосновал положение об экологической индивидуальности видов растений. Все приведенные выше сведения представляют интерес для истории исследований в области экологии растений в США.

Начиная с 20-х годов текущего столетия ряд западно-европейских и советских физиологов стали проводить свои исследования не только в лабораториях, но и в природных условиях, используя методы физиологии растений при изучении основных жизненных процессов растений (фотосинтеза, водного обмена и др.) в естественных или созданных человеком фитоценозах. Наряду с описательной экологией возникла экспериментальная (иногда ее называли инструментальной) экология растений. Еще большее развитие это направление получило после второй мировой войны и стало называться физиологической экологией растений, что более правомерно, чем наименование «экофизиология», поскольку одно из основных отличий экологии растений от физиологии состоит в том, что экология — «полевая» наука, эколог проводит свои наблюдения и эксперименты, в том числе используя методы физиологии растений, в природных или созданных человеком фитоценозах, а физиолог — в лабораториях.

В США исследования в области физиологической экологии растений были начаты позже, чем в Западной Европе, об этом можно судить по «Предисловию» к рецензируемой книге, в котором отмечено, что первые работы основоположника физиологической экологии в США — Billings — были опубликованы во второй половине 50-х годов. Однако, судя по содержанию глав, посвященных физиологической экологии растений основных групп растительных сообществ Северной Америки, за сравнительно короткий срок — 25—30 лет — в США сделано в этом направлении очень много. Все главы представляют значительный интерес, но в связи с различиями в изучавшихся объектах и в полноте проведенных исследований они отличаются друг от друга как по объему, так и частично по содержанию. Наряду с рассмотрением некоторых общих вопросов (жизненные формы, фотосинтез, водный обмен и др.) в каждом разделе обращено внимание на специфические условия, в которых существуют растения данного типа растительности: высотные и широтные границы лесной растительности в главах, посвященных Арктике и высокогорьям; засоленность в главах о пустынной растительности, влияние пожаров для чапоррали; влияние выпаса для прерий и др. Во многих разделах обращено должное внимание на экологию обеспечения растений элементами минерального питания, особенно азотом. Во всех разделах содержатся обильный фактический материал и частично вы-

воды общего значения. Большую ценность представляют обширные списки использованных литературных источников (на 70 страницах).

Ознакомление с книгой дает представление о закономерностях распределения основных типов растительности Северной Америки, чему помогают соответствующие картосхемы. К сожалению, редакторы сборника не попытались обобщить содержащийся в отдельных разделах фактический материал: в частности на его основе можно было бы проанализировать закономерности распределения растений с фотосинтезом C_3 и C_4 по отдельным типам растительных сообществ, можно было бы также сделать выводы о значении отдельных форм азота (аммонийного, нитратного) для растений отдельных экосистем.

В целом же книга представляет большой интерес для преподавателей высших учебных заведений и сотрудников исследовательских учреждений, имеющих отношение к экологии растений, фитоценологии и ботанической географии. Знание физиологической экологии компонентов фитоценозов необходимо для более глубокого понимания организации и динамики фитоценозов; настало время для создания физиолого-экологических основ фитоценологии.

Анализ ботанико-географических данных может дать наибольшие результаты лишь при использовании данных экологии растений. Для советского читателя особый интерес представляют разделы рецензируемой книги, посвященные растительности, имеющей соответствующие аналоги в Арктике, высокогорьях, тайге, широколиственных лесах, степях, холодных пустынях нашей страны.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет.

Получено 16 IX 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524 (470.57) Бот. журн., т. 71, № 7

Б. М. Миркин, Л. М. Абрамова, А. Р. Ишбирдин, К. М. Рудаков, Ф. Х. Хазиев. Сегетальные сообщества Башкирии. — Уфа. Изд-во Башкир. фил. АН СССР, **1985**. 155 с. Т. 400. Ц. 1 р. 20 к.

Yu. A. ZLOBIN. *B. M. MIRKIN, L. M. ABRAMOVA, A. R. ISHBIRDIN, K. M. RUDAKOV, F. H. KHAZIYEV.* SEGETAL COMMUNITIES OF BASHKIRIA. 1985

Агрофитоценозы долго оставались «пасынками» фитоценологии. Правомерность их включения в число объектов этой науки оспаривалась ведущими учеными. Но ход развития геоботаники не подтвердил правомочности такого подхода к агрофитоценозам. Посевы и посадки сельскохозяйственных растений, безусловно, составляют особую группу растительных сообществ, изучение которых имеет большое значение. Тем не менее конкретные исследования, базирующиеся на общих концепциях современной экологии и фитоценологии, еще редки. Рецензируемая книга коллектива авторов впервые предлагает такой анализ сегетального блока агрофитоценозов для большого природного района с позиций теоретической фитоценологии.

Книга «Сегетальные сообщества Башкирии» состоит из трех неравных частей. В первой небольшой части (с. 3—6) излагаются представления авторов монографии о сущности агрофитоценозов и путях их изучения. Вторая часть (с. 7—62) анализирует распределение видов сорных растений по осям основных факторов среды обитания. Третья часть работы наиболее обширна (с. 63—149). В ней приведена классификация сегетальной растительности.

Во вступительной части рецензируемой монографии раскрывается общая структура работы. Здесь же приведена детальная характеристика региона: его расчленение, климат, геоморфология, рельеф, почвы. Этот обширный фактический материал, хотя и ценен сам по себе, в данной монографии кажется частично излишним, так как не используется в последующих основных разделах работы.

Во втором разделе монографии приведены результаты ординации сорных растений по двум градиентам. Оба они комплексные. Первый градиент эдафоклиматический. Он был разбит на 5 и 3 градации в соответствии с наличием почвенных разностей Предуралья и Зауралья. Второй градиент составили 5 градаций типов сельскохозяйственных культур от паров до многолетних трав. По этим градиентам авторы, используя технику двухфакторного дисперсионного анализа, определили позицию 95 (Предуралье) и 84 (Зауралье) видов сорных растений. При этом был получен ценный фактический материал, раскрывающий экологию сегетальных видов. Подобного рода анализ экологии и ценологии сорных растений на столь большом исходном материале (в каждой выборке более 1000 описаний) ранее никем не выполнялся. Итоги градиентного анализа обобщены в 7 обширных таблицах. Следует отметить, что агрофитоценотический градиент был авторами искусственно укорочен исключением из него кормовых прифермерских севооборотов, интенсивных севооборотов с насыщением зерновыми до 60—70 % и плодово-ягодных насаждений. Не были включены в градиентный анализ и сельскохозяйственные растения.

Пытаясь уловить общие закономерности в распределении сорных растений, авторы анализируют их как по видам, так и по группам жизненных форм. Оба изучаемых фактора — эдафоклиматический и агроценотический, естественно, оказали влияние на распределение сорных растений. В особенностях поведения видов выявлено немало нового и интересного. Установлено, что в посевах сельскохозяйственных культур наборы сорных растений разнятся мало. Существенно различаются флористическими композициями только пары и многолетние травы. Может быть, авторам эти два типа вообще не следовало включать в агроценотический градиент (поскольку он и так укорочен), тогда закономерности распределения сорных растений по посевам разных сельскохозяйственных культур выявились бы более четко?

Авторы показывают, как в пределах территории Башкирии число видов сорных растений увеличивается при движении с севера на юг. Обнаружена своеобразная группа эвриценотопных сорняков (*Lactuca tatarica*, *Convolvulus arvensis*, *Sonchus arvensis*, *Cirsium setosum*), встречающихся с высоким постоянством во всех сельскохозяйственных культурах. В агрономии на основе других методов уже установлено это обстоятельство, и поля с этой группой сорняков выделяются как корнеотпрысковый тип засорения. Работа авторов монографии подтверждает объективность его существования. Впервые на обширном материале в рецензируемом труде показаны особенности распределения жизненных форм (по Раункиеру) по агроценотическому градиенту, который в этом случае оказался ведущим. Обсуждается значение преадаптаций для определения состава засорителей разных сельскохозяйственных культур.

Третий наиболее обширный раздел рецензируемой работы посвящен классификации сегетальной растительности. Авторы одними из первых выполнили для сравнительно большого региона СССР эту классификацию по системе Браун—Бланке. Это соответствует наметившейся в нашей стране тенденции к более детальному учету флористического состава при классификации растительного покрова. Авторы удачно совмещают подходы градиентного и ординационного анализов с флористической классификацией, хотя результаты ординации еще слабо используются при анализе синтаксонов. При реализации флористической классификации авторам монографии прежде всего пришлось столкнуться с трудностью, обусловленной недостаточной проработанностью высших синтаксономических категорий этой системы. Рассматривая историю вопросов, они отмечают, что сегетальная растительность первоначально была выделена в один класс, а позже подразделена на два, из которых один соответствует посевам зерновых, другой — пропашных культур. В рецензируемой работе вся сегетальная растительность вновь объединена в один класс Secalietea Br.-Bl. 1951 с одним порядком и 4 союзами (из которых 2 новых). Авторы мотивируют это практикуемым часто объединением зерновых и пропашных культур в одном севообороте. В условиях Башкирской АССР это действительно так, но с учетом тенденций развития растениеводства в смежных регионах точка зрения авторов может быть поставлена под сомнение. Дело в том, что в современном растениеводстве все шире внедряются специализированные севообо-

роты: прифермерские кормовые севообороты с набором культур зеленого конвейера, зерновые севообороты Казахстана с полным выведением из них пропашных культур, интенсивные зерновые севообороты, о которых говорилось выше, почвозащитные севообороты с повышенным удельным весом многолетних трав, бессменные монокультуры кукурузы на зеленый корм и др. Каждый из этих вариантов имеет свои особенности сегетальной флоры, и они должны быть отражены в классификации. Система Häfliger u. Brun-Hool, 1971, например, раскрывает специфику подобных вариантов (с учетом изменчивости типов почвы, которым они соответствуют) на уровне союза.

В целом классификация сегетальных сообществ в рецензируемой книге выполнена четко и информативно, включая ключи и показ диагностических видов, среди которых авторы, однако, не различают дифференциальных и характерных. В применении к сегетальной растительности это вполне оправданно ее общеглобальным однообразием. В главах 4—7 авторы рассматривают особенности четырех выделенных ими союзов, причем каждая глава разделена на подглавы, соответствующие ассоциациям. Для каждой ассоциации и субассоциации приведена фитосоциологическая номенклатура и указаны номенклатурные типы. Ряд заново выделенных синтаксонов описаны в соответствии с требованиями «Кодекса» и вполне валидны. Завершается рассмотрение классификации диагностическими таблицами.

В книге, к сожалению, практически не рассмотрены: а) соотношение флористической классификации сегетальных сообществ с принятой в агрономии их хозяйственной типологией; б) сериальные сегетальные сообщества, формирующиеся как дериваты базовых в условиях, например, системного применения гербицидов; в) способы сокращения численности сорных растений в посевах. Но, несмотря на эти упущения, рецензируемая книга вносит существенный вклад в современную агрофитоценологию и заслуживает положительной оценки.

Ю. А. Злобин.

Сумский филиал
Харьковского сельскохозяйственного института
им. В. В. Докучаева.

Получено 13 VII 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 58.006 (282.243.7) Бот. журн., т. 71, № 7

Фитоценология антропогенной растительности. Межвузовский научный сборник / Под ред. Б. М. Миркина. — Уфа: Изд-во Башкир. гос. ун-та, 1985, 168 с. Т. 500 экз. Ц. 60 к.

V. B. GOLUB. (*A REVIEW*). PHYTOCOENOLOGY OF ANTHROPOGENIC VEGETATION. INTER-INSTITUTIONAL SCIENTIFIC COLLECTION. 1985

Как следует из «Предисловия» к сборнику, к антропогенной растительности авторы относят сообщества, «. . . испытывающие существенное влияние человека» (с. 3). Такое широкое понимание категории «антропогенная растительность» позволило объединить в сборнике статьи с разнообразными объектами и методами исследований. Редакционная коллегия выражает надежду, что сборник «. . откроет целую серию изданий, посвященных этому актуальнейшему вопросу современной фитоценологии» (с. 3).

Три статьи сборника носят общетеоретический характер. Первая из них «Агрофитоценоз в свете основных концепций современной экологии» (авторы Б. М. Миркин и Н. М. Муст) представляет собой более полное изложение взглядов Б. М. Миркина, опубликованных им в популярной форме на страницах журнала «Знание — сила» (1983). Авторы кратко рассматривают основные этапы становления агрофитоценологии как науки. С точки зрения «синтетической» системы Миркина (1983) анализируются стратегии культурных и сорных растений, особенности дифференциации их экологических ниш; обсуж-

даются возможности использования в практике знаний о популяционной структуре агрофитоценозов и их динамике.

Следует согласиться с авторами, что экологические подходы необходимо внедрять в практику растениеводства более активно, так как это самый перспективный путь решения трудных задач, стоящих перед современным сельским хозяйством.

По уровню обобщения близка к первой статья Т. Л. Андриенко «Антропогенные изменения растительности Украинского Полесья». Автор привела интересную схему изменений растительности под влиянием процессов осушения, выпаса и прочих антропогенных факторов. Ценным в этой работе является установление связей и переходов между естественными и антропогенными изменениями. Глубоко разобраться в закономерностях антропогенной динамики без опоры на знания естественных сукцессий невозможно, и, кроме того, естественные и антропогенные смены в большинстве случаев слиты воедино.

Особый интерес по оригинальности изложенного материала вызывает статья К. М. Рудакова «О возможности использования экстенсивного обследования агрофитоценозов для контроля засоренности полей Башкирского Зауралья». Автор показал, что главными факторами, определяющими урожай сельскохозяйственных культур на сегодняшний день, являются не сорняки, а климат и удобрения. Так, при движении с юга на север в Башкирском Зауралье на отрезке в 300 км засоренность посевов увеличивается в 1.5 раза, но настолько же, а в отдельных случаях и больше растет урожайность сельскохозяйственных культур. Совершенно справедливо автор ставит вопрос о необходимости более строгого экономического обоснования применения гербицидов для каждой отдельной культуры, для каждого конкретного региона, с учетом всех особенностей агротехники. Если все это не принимать во внимание, то вреда от химикатов может быть много больше, чем пользы.

В четырех статьях сборника с использованием количественных методов анализируются изменения растительности в результате антропогенных воздействий, взаимоотношения видов в агрофитоценозах, влияния на последние природных факторов. В статье «Пострекреационная демутация в лесном сообществе» на примере широколиственного лесного массива в Сумской обл. Ю. А. Злобин и И. Б. Сухой дают детальную характеристику изменениям состава фитоценоза, его структуры, морфологии и физиологических процессов растений после десятилетнего заповедывания территории. В этой, как и в других известных работах Злобина, ощущаются особенная тщательность и скрупулезность проведенных исследований.

В совместной публикации украинских и уфимских ботаников А. М. Гродзинского, В. Я. Марьюшкиной, Р. М. Хазиахметова и Р. М. Онищенко «Опыт статистического анализа ценотических отношений *Ambrosia artemisiifolia* с другими компонентами в некоторых сообществах степной зоны Украинской ССР» сделана попытка вскрыть особенности взаимовлияний амброзии и других видов искусственных и естественных фитоценозов. Рассмотрены пять вариантов сообществ: сорно-залежное, посев подсолнечника, посев озимой пшеницы, посев многолетних трав, естественное пастбище. При высоком проективном покрытии *A. artemisiifolia* были выявлены отрицательные связи этого растения с проективным покрытием других видов, что вполне объяснимо конкурентными взаимоотношениями. При этом способность к вытеснению луговых и степных видов у амброзии не обнаружена. Во многих случаях положительные и отрицательные коррелятивные связи обилия амброзии с другими видами сообществ объяснимы посторонними, неконтролируемыми опытом факторами (например, системой обработки почв). Авторы проявили предельную осторожность и такт при интерпретации статистических данных, не гиперболизируя фитоценотических связей и взаимодействия.

Итоги еще одной совместной работы украинских и уфимских геоботаников изложены в статье Ф. Д. Гамора, В. И. Комендара, Л. Г. Наумовой и Р. М. Хазиахметова «Количественный анализ факторов, контролирующих распределение сегетальных видов в Закарпатье». Основной вывод авторов заключается в том, что на состав сегетальной флоры оказывает влияние прежде всего эдафо-климатический комплекс. Антропогенные воздействия в севооборотах вызы-

вают лишь флуктуации видового состава и обилия отдельных видов сорняков. Авторов этой статьи следует упрекнуть в организации очень непропорционального дисперсионного комплекса «почва—культура». Так, сочетание буроподзолистых почв с пропашными культурами представлено 97 описаниями, а этих же почв с яровыми — всего лишь 5.

В сообщении Н. И. Федорова, З. М. Назировой, М. С. Саитова и А. Ф. Хусаинова «Влияние выпаса на подрост и подлесок сосняков снытевых Южного Урала» излагаются результаты статистического анализа воздействия выпаса и положения относительно стволов деревьев на пространственное размещение мелкого подроста деревьев и кустарников. При обработке использовались характеристики более 3 тыс. площадок 1×1 м. Дисперсионный анализ позволил выявить роль каждого из двух исследуемых факторов в определении пространственной структуры подроста и подлеска, однако влияние этих факторов по сравнению с неучтенными оказалось очень малым. Для всех 5 рассмотренных видов объяснимая дисперсия пространственного размещения подроста и подлеска не превышала 4 %.

Семь статей сборника посвящены синтаксономической характеристике травяных сообществ, большинство из которых антропогенного происхождения. Все используемые или предлагаемые классификационные построения базируются на флористических принципах направления Браун-Бланке. В эту группу входят статьи Т. Д. Соломахи и Ю. Р. Шеляг-Сосонко «Ассоциации рудеральной растительности класса Plantaginetea majoris R. Tx. et Preis. 1950 левобережной лесостепи Украины», В. Я. Марьюшкиной и В. А. Соломахи «Ассоциации сегетальной растительности с *Ambrosia artemisiifolia* в северном степном Приднепровье», А. В. Костылева «О двух ассоциациях рудеральной растительности Северо-Западного Причерноморья», Л. М. Сапегина и Б. М. Миркина «Опыт анализа помехоустойчивости флористической классификации луговой растительности к влиянию природных и антропогенных факторов (разногодичных условий и удобрений)», Р. Ш. Кашапова «Ассоциации лугов Башкирского государственного заповедника», Д. Н. Карпова «Ассоциации солонцеватых степей Башкирского Предуралья», К. Е. Кононова, П. А. Гоголевой, С. И. Мироновой «О двух пастбищных ассоциациях степей в Центральной Якутии». В целом следует отметить бесспорно возросший уровень работ советских сторонников метода Браун-Бланке, подчинения классификационных построений требованиям «Кодекса фитосоциологической номенклатуры» (Barkman e. a., 1976), использование всех синтаксономических рангов, приведение характеризующих таблиц, согласование вновь выделяемых синтаксонов с уже сложившимися за рубежом классификациями.

Преимущества флористических критериев перед доминантными при классификации лугов убедительно показаны в статье Сапегина и Миркина. За 8 лет наблюдений травостои стационарных участков даже под действием больших доз удобрений (N_{150}, P_{60}, K_{120}) практически не изменили своего положения в системе флористических синтаксонов. В то же время в системе доминантной классификации они часто не только переходили из одной ассоциации в другую, но нередко один и тот же участок в разные годы нельзя было отнести к одной и той же формации. Здесь мы подчеркнем, что примеры устойчивости флористических синтаксонов, приведенные Сапегиным и Миркиным, свидетельствуют не только об объективных преимуществах флористических критериев перед доминантными, но одновременно подтверждают хорошее качество той классификации, которой пользовались авторы. Не секрет, что во флористических классификационных построениях достаточно много места остается для субъективных решений, на результат которых прежде всего влияет опыт фитоценолога. Видимо, в классификации, использованной Сапегиным и Миркиным, в число диагностических видов были удачно отобраны наиболее устойчивые комбинацич растений.

Отмечая повысившееся в целом качество отечественных фитосоциологических разработок, тем не менее к некоторым авторам этой группы статей всетаки можно предъявить претензии в недостаточной строгости использования метода. Так, все встреченные Соломахой и Шеляг-Сосонко на левобережье Украины сообщества класса Plantaginetea majoris были отнесены к ассоциациям,

впервые описанным за сотни километров к западу от тех мест, где авторы проводили свои полевые исследования. Для такого отождествления нужно было сопоставить оригинальный диагноз последних с описаниями, сделанными авторами статьи. При этом сопоставлении необходимо было доказать, что антропогенный фактор сводит на нет влияние климатических условий и аборигенной флоры на состав растительных сообществ столь отдаленных друг от друга территорий.

Еще одно замечание можно сделать по статье Карпова, в которой характеризуются новые ассоциации степей Башкирии. Как указывает автор, описания растительных сообществ проводили на учетных площадках 2×2 м. Такая площадь недостаточна для характеристики ксерофитных фитоценозов. В этом нетрудно убедиться, объединяя попарно описания в характеризующих таблицах. Флористические списки объединенных описаний увеличиваются в большинстве случаев на 50—80 %. Это говорит о том, что выбранная площадь в 4 $м^2$ далека от минимального ареала выявления основных черт растительного сообщества.

В статье Н. Г. Ильминских «К флорогеоботанической и экотопологической характеристике газонов» по результатам обследования газонов в г. Казань делается вывод, что вследствие плохого ухода их флористический состав не отличается от рудеральных фитоценозов. К сожалению, автор не документирует выводы списками видов, поэтому достаточно полное представление о сорной флоре газонов Казани из статьи получить нельзя.

Последняя в сборнике статья В. Н. Максимова и Ф. Б. Шкундиной «Роль антропогенного фактора в формировании экосистемы озера Кандры-Куль» имеет узкоспециальный характер и представляет интерес для гидрохимиков и гидробиологов.

В заключение рецензии следует выразить удовлетворение в связи с выходом рассмотренного сборника и пожелать его составителям сделать публикации такого рода более регулярными, что будет способствовать координации геоботанических исследований в вузах и научно-исследовательских учреждениях.

ЛИТЕРАТУРА

Миркин Б. М. Хлебное поле — сегодня и завтра. — Знание — сила, 1983, № 11, с. 2—4. — *Barkman J. J.*, *Moravec J.*, *Rauschert S.* Code of phytosociological nomenclature. — Vegetatio, 1976, vol. 32, N 3, p. 131—185.

В. Б. Голуб.

Астраханский государственный педагогический институт им. С. М. Кирова.

Получено 4 VI 1985.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208) : 581.1

СОВЕЩАНИЕ, ПОСВЯЩЕННОЕ ПАМЯТИ О. В. ЗАЛЕНСКОГО

O. A. SEMIKHATOVA, T. G. MASLOVA. A CONFERENCE IN MEMORIAL OF O. V. ZALENSKY

С 23 по 25 X 1985 в Ленинграде проходило совещание, посвященное 70-летию со дня рождения Олега Вячеславовича Заленского. Оно было организовано секцией физиологии и биохимии растений ВБО и лабораторией фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Совещание было весьма представительным. Оно собрало специалистов из 19 городов страны: из многих институтов Академии наук СССР, ее филиалов и академий наук союзных республик, университетов и других учреждений (всего из 41 учреждения). В работе совещания принимали участие более 120 человек, в том числе академик А. Л. Тахтаджян, члены-корреспонденты А. А. Ничипорович и А. Т. Мокроносов, академик ВАСХНИЛ Б. С. Мошков, академик АН Грузинской ССР Г. А. Санадзе и академик АН Таджикской ССР Ю. С. Насыров, три заведующих кафедрами университетов, 23 доктора наук.

На совещании были заслушаны и активно обсуждены 14 докладов, из них 6 сделаны сотрудниками лаборатории, организованной О. В. Заленским. Тематика докладов и проблемы, поднятые в них, свидетельствуют об актуальности и перспективности того направления, которое развивал Заленский. В его работах и работах его школы широко обследовалась деятельность фотосинтетического аппарата растений в естественных условиях их произрастания в различных ботанико-географических областях. Эти работы вскрыли природное разнообразие свойств и путей адаптации фотосинтеза. Они дают не только эколого-физиологическую характеристику большого числа доминантных видов различных экосистем, но и расширяют рамки современных общебиологических представлений о свойствах фотосинтетического аппарата.

В ярком вступительном слове **А. А. Ничипорович** отметил огромный вклад Заленского в развитие экологического направления в изучении фотосинтеза. При этом он подчеркнул, что исследования Заленского, его сотрудников и последователей важны не только для познания дикой флоры, но и для работ селекционеров над культурными растениями. Он отметил, что адаптивные реакции фотосинтетического аппарата, методика и методология изучения которых были разработаны в лаборатории Заленского, отражают свойства генотипов растений, а точные знания о нормах реакции растений на изменения уровня факторов внешней среды позволяют судить о возможностях видов и сортов, поэтому докладчик указал на необходимость шире использовать подходы школы Заленского для изучения не только дикорастущих растений, но и для важнейших сельскохозяйственных культур.

В настоящее время, как было показано в выступлении **О. Д. Быкова**, во Всесоюзном институте растениеводства им. Н. И. Вавилова осуществляются исследования в плане идей Заленского. Так, в лаборатории фотосинтеза этого института изучается ряд эколого-физиологических характеристик различных видов и сортов мировой коллекции пшениц с целью выяснения адаптационных и продукционных возможностей отдельных форм растений.

Глубокий анализ роли Заленского в развитии экологии фотосинтеза дал в подробном докладе **А. Т. Мокроносов**. Как показал докладчик, Заленский раньше других понял необходимость и реализовал перенесение исследований фотосинтеза в естественную среду. Он определил и методологические принципы, а также создал программу эколого-физиологического изучения фотосинтеза. Особое значение при этом имеют работы в экстремальных условиях пустынь, высокогорий и Крайнего Севера. Мокроносов подчеркнул, что методический уровень выполняемых по этой программе работ чрезвычайно высок. Заленский в числе первых в нашей стране применил для исследования фотосинтеза радиоактивный изотоп углерода C^{14}, впервые в мировой практике создал и использовал прибор с меченой углекислотой для опре-

деления интенсивности фотосинтеза в естественных условиях обитания растений. Он разработал систему показателей, характеризующих не только интенсивность ассимиляции углерода и ее изменений, но и качество образующихся при этом продуктов фотосинтетического метаболизма растений. По утверждению докладчика, собранный Заленским и его школой огромный фактический материал в дальнейшем не только не потеряет своего значения, но будет все более и более служить источником необходимой информации как для решения теоретических вопросов адаптации растений и выяснения закономерностей формирования ими первичной продуктивности, так и для практических работ с отдельными видами растений (их разведение, охрана, использование в качестве генофонда). В своем докладе Мокроносов особенно интересно показал, какие новые задачи выдвигает творческое наследие Заленского. К числу таких задач относятся определение баланса энергии и веществ у растений в различных экологических условиях, выявление молекулярной основы адаптивных систем фотосинтеза, исследование взаимосвязи углеродного и азотного обмена растений в природной обстановке.

Достижениям исследований по экологической физиологии фотосинтеза в применении к сельскохозяйственным растениям был посвящен интересный доклад **Ю. С. Насырова.** Он показал на примере работ, развернутых в Таджикистане с хлопчатником и тритикале, те большие возможности, которые представляет использование результатов изучения фотосинтетической деятельности растений для селекционных работ. По мнению докладчика, отправной точкой для изучения генетики фотосинтеза было выявление наследственной обусловленности максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза, в изучении которой большую роль сыграли теоретические представления и результаты работ Заленского.

В докладе **Ю. Л. Цельникер** была подчеркнута разносторонность научных интересов Заленского, отличающее его от многих физиологов великолепное знание ботаники, в том числе и геоботаники, истории происхождения и природы отдельных видов растений, которое всегда присутствовало в его исследованиях. Далее Цельникер проследила взаимосвязь и кооперативное участие разных отраслей ботаники в решении задач, выдвигаемых экологической физиологией.

Различные аспекты применения идей Заленского в исследованиях фотосинтеза были продемонстрированы в блестящем докладе **В. Е. Семененко** «Регуляторные взаимодействия между фотосинтезом и фотодыханием в индукции карбоангидразы и их экологическая роль». **М. Т. Чайка** выступила с докладом на тему «Биогенез и адаптационная изменчивость пигментного аппарата растений», которая также лежала в кругу интересов Заленского.

М. М. Тюрина, начавшая свою научную деятельность как сотрудница руководимой Заленским Памирской биологической станции, рассказала о проводившихся там исследованиях по выяснению связи морозоустойчивости растений с фотосинтезом, не потерявших своего научного и практического значения и в настоящее время.

Особое место в программе совещания занимали доклады сотрудников лаборатории Заленского по результатам работ последних 3—5 лет. Одни из этих работ были начаты при непосредственном участии Олега Вячеславовича (Л. А. Филиппова и др. «О взаимоотношениях фотосинтеза и дыхания»; Т. А. Глаголева «Особенности фотосинтетического метаболизма пустынных растений»; Т. В. Герасименко и В. М. Швецова «Фотосинтез растений Крайнего Севера»), другие — под его руководством и по его советам (Н. Н. Слемнев «Об информационных возможностях потенциальной интенсивности фотосинтеза»; Т. Г. Маслова, И. А. Попова и др. «Адаптация пигментного аппарата растений к условиям среды», а также результаты исследований В. Л. Вознесенского об элементах углекислотного газообмена растений, изложенные в докладе «Фотосинтез растений в экстремальных условиях»). При обсуждении докладов неоднократно подчеркивалось, что все они объединены методологией, применяемыми методами и яркими вдохновляющими идеями Заленского. К этой же группе докладов, посвященных экологическим аспектам исследования фотосинтеза, относится доклад **В. И. Пьянкова** и **С. К. Назарова** «Фотосинтетический метаболизм углерода у растений Крайнего Севера»; работа этих авторов, так же как и прямых учеников и сотрудников Заленского, является продолжением намеченных им исследований.

Совещание, посвященное памяти О. В. Заленского, по сути превратилось во всесоюзную конференцию по экологической физиологии растений. Это в значительной мере объясняется не только научными достижениями созданной Олегом Вячеславовичем школы и его идеями, которые в определенной степени опережали время, но и некоторыми личными качествами его как ученого и человека. Во всех без исключения докладах и выступлениях с воспоминаниями (Г. А. Санадзе, М. М. Голлербах, Д. В. Лебедев, М. Г. Зайцева и др.) отмечались такие черты Олега Вячеславовича, как демократизм в науке, требовательность к обоснованию обнаруженных явлений, а также непримиримость к «халтуре» и высокая гражданственность. Эти

качества, как и его личное обаяние, и широкая эрудиция, привлекали к Олегу Вячеславовичу Заленскому сердца людей, и имя его в научных кругах всего мира произносится с глубоким почтением.

В резолюции, принятой участниками совещания, отмечено, что многие из прочитанных на совещании докладов открывают перспективы для дальнейших исследований в области экологической физиологии. Одобрены и признаны перспективными те направления, которые были намечены Заленским и продолжают разрабатываться в лаборатории фотосинтеза Ботанического института АН СССР. Указано на необходимость продолжения и углубления эколого-физиологических исследований фотосинтеза и дыхания растений в тех ботанико-географических зонах, где они велись ранее, и проведения их в новых еще не обследованных регионах с оснащением всех работ современным оборудованием. Признано целесообразным регулярное проведение совещаний по экологической физиологии растений.

О. А. Семихатова, Т. Г. Маслова.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 30 XII 1985.

УДК 002.704.31 (063) : 634.7

Бот. журн., т. 71, № 7

ДЕСЯТЬ ЛЕТ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КОМИССИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИКОРАСТУЩИХ ЯГОДНИКОВ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

S. Ya. TYULIN. THE TEN-YEAR ACTIVITY OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY COMMITTEE ON THE INVESTIGATION OF WILD-GROWING BERRY-BEARING PLANTS

Комиссия по изучению дикорастущих ягодников Всесоюзного ботанического общества (ВБО) была организована решением Президиума Общества 15 X 1975. Этому событию, десятилетний юбилей которого отмечался в 1985 г., предшествовала значительная организационная работа, начатая еще в период подготовки к проведению первого в нашей стране крупного совещания по ягодной тематике в г. Кирове (1972 г.). В решениях этого и последующих совещаний (в 1974 г. в Дарвинском государственном заповеднике и в 1975 г. в Ленинграде) одним из важнейших пунктов значилась необходимость создания при ВБО подразделения, объединяющего всех ягодоведов страны и способствующего пропаганде и активизации научной деятельности по изучению, рациональному освоению и введению в культуру дикорастущих ягодных растений лесной зоны СССР. Следует подчеркнуть, что такое мероприятие было актуальным в свете задач, стоящих перед ботанической наукой по реализации Продовольственной програмы СССР. К моменту создания Комиссии ягодоведы нашей страны имели уже большой опыт работы, определенные научные и практические достижения и довольно четко оформленные задачи в этих сферах деятельности. В географическом и ведомственном планах уже наметились центры и учреждения, специализирующиеся на изучении дикорастущих ягодников и способные активизировать эти работы. Значительный интерес к этой проблеме проявляли ведомства, ответственные за увеличение объема заготовок дикорастущих ягод, сохранение и обогащение их ресурсов. В решениях ряда совещаний, затрагивавших проблему изучения и освоения дикорастущих ягодников, отмечались разобщенность научных сил, занятых в данной проблеме, отсутствие координации, слабая информация о результатах работ, их дублирование и другие негативные моменты.

На организационном заседании актива Комиссии в 1975 г. был впервые оглашен проект программы изучения дикорастущих ягодников. В последующие годы он обсуждался, дополнялся и сыграл положительную роль в активизации и упорядочении работ по проблеме. К сожалению, до настоящего времени не согласована и не опубликована окончательная редакция программы. В период работы указанного совещания было избрано руководство Комиссии: председатель — А. Ф. Черкасов (Кострома); секретарь — С. Я. Тюлин (Ленинград), и утвержден состав Бюро Комиссии. Было решено работу осуществлять в форме проведения крупных ежегодных совещаний по тематике в центрах, где отмечаются наибольшая актив-

ность и успехи в деле изучения дикорастущих ягодников и их рационального освоения. В период работы этих совещаний было решено на заседаниях Бюро Комиссии решать все вопросы организационного характера. Включая 1985 г. проведено 7 таких заседаний. Несколько позже было решено также на заседаниях Бюро заслушивать доклады по заканчивающимся диссертационным темам по ягодникам и давать на них по месту защиты официальные отзывы. Всего с 1982 г. были даны отзывы на 6 диссертационных работ по тематике, которые в последующем успешно защищены или готовы к защите.

На организационном заседании было также принято решение о формировании у секретаря Комиссии библиотеки по ягодной тематике посредством присылки членами Комиссии экземпляров своих новых публикаций. Целью создания такой библиотеки является помощь приезжающим с периферии специалистам в ознакомлении с литературой по тематике. В настоящее время библиотека насчитывает более 900 названий публикаций последних 10 лет. Ее фондом пользовались 50 приезжих специалистов.

С 1983 г. в Отделе растительных ресурсов БИН секретарь Комиссии формирует банк паспортов на постоянные пробные площади во всех регионах страны, где в последнее десятилетие члены Комиссии изучали дикорастущие ягодники. Уже получены данные по 305 пробным площадям. Формирование банка продолжается.

Сегодня Комиссия — это большой (более 120 человек) коллектив, способный решать благодаря накопленному опыту и тесным связям с народным хозяйством значительные научные и практические задачи. В Бюро Комиссии входит 3 доктора и 6 кандидатов наук. Стаж научной деятельности по тематике у многих из них превышает 20 лет.

Члены Комиссии являются сотрудниками учреждений Москвы, Ленинграда и еще 11 городов РСФСР (в том числе 3 столицы автономных республик), а также УССР, БССР, ЭССР, ЛатвССР, ГрузССР. Они — представители разных министерств и ведомств. Так, на 1984 г. из 88 активно участвующих в работе Комиссии ее членов в системе АН СССР работают 46.6 %, в системе Гослесхоза СССР — 25 %, в системе Министерства высшего образования СССР — 11.4 %, в системе Министерства сельского хозяйства — 8 %, а 9 % членов Комиссии представляют Центросоюз СССР, Министерство медицинской промышленности и государственные заповедники СССР.

Сейчас, объективно оценивая результаты 10-летней работы Комиссии, можно с уверенностью сказать, что задачи, стоявшие перед ней в начале ее деятельности, выполнены и надежды, на нее возлагавшиеся, оправдались. В этом заслуга в первую очередь всех тех, кто активно и неустанно работал эти десять лет или часть этого срока в Комиссии. Работа эта была самой разнообразной — от принятия и отстаивания решений в министерствах и ведомствах до проведения длительных полевых исследований и лабораторных анализов, от организации и проведения совещаний до многочисленных консультаций по различным вопросам, выступлений по радио и телевидению и чтения лекций, а также самоотверженной охраны плантаций клюквы от весенних заморозков.

За истекшее детятилетие усилиями многих членов Комиссии с помощью ВБО и ряда ведомств были успешно проведены 6 крупных совещаний по тематике: Кострома — 1975 г., Киев — 1976 г., Тракай (Литовская ССР) — 1977 г., Петрозаводск — 1980 г., Красноярск и Подсвилье (Витебская обл.) 1983 г. Сейчас идет подготовка к очередному совещанию, которое состоится в 1986 г. в ЭССР. Материалы всех совещаний, кроме первого, опубликованы. Кроме того, за прошедшие 10 лет члены Комиссии участвовали в работе двух Международных конгрессов, 37 всесоюзных и 38 региональных и ведомственных совещаний. Многие члены Комиссии активно участвуют в работе ряда проблемных Советов АН СССР и других ведомств, а также в Советах по координации исследований, республиканских отделений ВБО, в деятельности Всесоюзного географического общества. За истекшее десятилетие коллективными усилиями многих членов Комиссии подготовлены к печати или уже изданы такие значительные работы, как «Брусника в лесах Сибири» (1978 г.), аннотированная библиографическая сводка отечественной литературы по дикорастущим ягодникам (1981 г.), монография «Физиологические особенности роста и развития клюквы» (1981 г.), «Морошка и поленика» (1982 г.), «Географические проблемы биоресурсоведения» (1982 г.), «Плодовые, ягодные и орехоплодные растения лесов УССР» (1984 г.). Члены Комиссии участвуют в написании капитальной сводки «Растительные ресурсы СССР», первый и второй тома которой уже опубликованы в 1984 и 1985 гг. Начата работа (в основном силами членов Комиссии) по составлению словаря терминов ботанического и лесного ресурсоведения.

Всего за прошедшее десятилетие члены Комиссии опубликовали 25 монографий, 413 статей, 409 тезисов докладов. Они участвовали в 77 различных по тематике совещаниях и сделали 370 научных докладов. Была осуществлена работа по 181 хоздоговору, составлено

57 инструкций, получено 20 авторских свидетельств на изобретения и рационализаторские предложения. Члены Комиссии участвовали в 52 выставках, провели 56 выступлений по радио и телевидению, прочли 64 научно-популярных лекции, опубликовали в газетах 56 статей.

Региональный анализ деятельности Комиссии показал, что по таким компонентам, как участие в совещаниях, печатная продукция, популяризация вопросов, связанных с ягодной тематикой, участие в полевых исследованиях, число хоздоговорных тем, поощрения за достижения по тематике, подготовка кадров, ведущее положение в истекшем десятилетии занимали Карельская АССР, Литовская ССР, Белорусская ССР, Украинская ССР, а также города Кострома и Красноярск. Как и ранее, явно отстающими регионами по большинству показателей, характеризующих деятельность Комиссии, являются Коми АССР, Мурманская обл., Урал, Якутская АССР.

В целом необходимо отметить, что за истекшее десятилетие значительно активизировались работы в области изучения дикорастущих ягодников и введения их в культуру в Карельской АССР, ряде областей северо-запада европейской части СССР, районах Верхневолжья, Волжско-Камском регионе, Кемеровской и Новосибирской областях, Красноярском и Хабаровском краях, на о. Сахалин, а также в УССР, БССР, Латвийской ССР и Эстонской ССР.

Очень большую и важную работу по учету ресурсов ягодников на территории Сибири, Дальнего Востока и Прикамья проводили институты системы Центросоюза СССР. В заповедниках проведены ценные стационарные исследования по изучению ягодников на ценопопуляционном уровне и анализу факторов, определяющих их продуктивность. Большое число стационарных исследований дикорастущих ягодников проводится в системе Гослесхоза СССР. Очевидно, это является следствием более тесных контактов между специалистами лесного ведомства, работающими по тематике, и практическими работниками лесного хозяйства. На долю специалистов лесного ведомства приходится также большое число изобретений и рационализаторских предложений. Усилиями специалистов академических учреждений (при активном участии работников из других ведомств) создана и успешно функционирует лучшая в настоящее время плантация интродуцированных сортов клюквы и голубики, однако следует отметить, что представители академических учреждений отстают пока по участию в написании крупных работ монографического характера по тематике. На это следует обратить особое внимание, учитывая, что у специалистов, работающих в академических учреждениях, накоплены обширные и весьма ценные материалы.

Несмотря на большую загруженность членов Комиссии плановыми и хоздоговорными темами, многие из них уделяли значительное внимание подготовке кадров специалистов-ягодников. Особенно заметно увеличение числа аспирантов с 1980 г. Это позволяет надеяться, что в 1985—1986 гг. ряды дипломированных специалистов по тематике пополнятся, что важно для таких регионов страны, как север европейской части (исключая Карельскую АССР), Урал, Западная Сибирь, Дальний Восток. За истекшие 10 лет 15 членов Комиссии (или 17 % от числа ее активных членов на 1984 г.) поступили в аспирантуру, а 9 человек успешно защитили кандидатские диссертации.

Члены Комиссии приняли непосредственное и активное участие в формировании и деятельности созданной в 1980 г. секции недревесных лесных ресурсов Научного совета АН СССР по проблемам леса. Членами Комиссии являются ее председатель, заместитель председателя и ученый секретарь.

К сожалению, недостаточно активными и плодотворными являются связи комиссии с зарубежными учеными. В основном они ограничены спорадической перепиской и обменом публикаций. Вместе с тем непосредственные научные контакты и зарубежные научные командировки некоторых членов Комиссии крайне необходимы для ускорения решения ряда научных и практических вопросов (в частности в форме ознакомления с технологией создания и эксплуатации крупных промышленных плантаций клюквы и голубики).

Оценивая деятельность Комиссии за 10 лет, было бы неправильно утверждать, что в ней не было слабых мест, недостатков и нерешенных вопросов. Они безусловно были, но в сфере компетенции Комиссии, предусмотренной уставом ВБО, по возможности устранялись и исправлялись.

Положительная оценка деятельности Комиссии со стороны Президиума ВБО выразилась в награждении ряда ее членов Почетными грамотами. Были награждены В. В. Барыкина (Москва), Т. В. Белоногова (Петрозаводск), В. Ф. Буткус (Вильнюс), В. Е. Волков (Гомель), С. Н. Козьяков (Киев), Л. К. Поздняков (Красноярск), С. Я. Тюлин (Ленинград), А. Ф. Черкасов (Кострома), В. Ф. Юдина (Петрозаводск).

Сейчас перед Комиссией стоят большие и ответственные задачи по обобщению и внедрению в народное хозяйство результатов исследований, созданию теоретических основ и практических рекомендаций по рациональному освоению, обогащению и охране ресурсов дикорастущих ягодных растений лесной зоны СССР и введению их в культуру. Это явится достойным вкладом в реализацию Продовольственной программы СССР.

С. Я. Тюлин.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 III 1986.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (063) : 581.4

III КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ (к 70-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова)

L. M. SHAFRANOVA. A III CONFERENCE ON THE ECOLOGICAL MORPHOLOGY OF PLANTS (TOWARDS THE 70th BIRTHDAY OF I. G. SEREBRYAKOV)

20—23 XI 1984 г. в Москве состоялась III конференция по экологической морфологии растений, посвященная памяти И. Г. Серебрякова; тема конференции — «Жизненные формы: морфогенез, структура, экология». Конференция была организована Московским обществом испытателей природы (секция ботаники), МГПИ им. В. И. Ленина (кафедра ботаники и проблемная биологическая лаборатория) и Московским отделением ВБО. В работе конференции приняли участие свыше 200 человек из 37 городов СССР, представляющих 67 учреждений — академических институтов, университетов, педагогических и других вузов, ботанических садов и др. Участники конференции заслушали 12 устных и ознакомились с 32 стендовыми докладами. В них нашли отражение направления, по которым развивается учение о жизненных формах, и его связь с другими областями биологии.

Конференцию открыл **В. Н. Тихомиров** (МГУ, кафедра высших растений), который рассказал о жизненном пути Серебрякова и его роли в развитии советской ботаники.

Ф. Н. Правдин (ИЭМЭЖ АН СССР) проследил развитие представлений о жизненных формах (ЖФ) в ботанике и зоологии. Термин «жизненная форма» возник в экологической географии растений. За истекший период в ботанике сформировалось учение о ЖФ, наиболее ярко и полно разработанное в трудах Серебрякова и его учеников. Зоологи и ботаники вкладывают в понятие ЖФ разное содержание. Однако ЖФ — понятие общебиологическое, оно должно трактоваться однотипно и в ботанике, и в зоологии. Докладчик определил ЖФ как облик (габитус) животного или растения в сочетании с его анатомическими, физиологическими и биохимическими признаками, а также с особенностями онтогенезе, сезонного развития и поведения, адаптированными к определенной среде. ЖФ изменяются в онтогенезе и отражают не только современные, но и прошлые условия их формирования. Изучение ЖФ возможно в онтогенетическом, морфогенетическом, эколого-географическом, таксономическом и эволюционном аспектах.

Б. А. Юрцев (БИН АН СССР) рассмотрел вопрос о продукционных стратегиях растений в биоморфологическом аспекте. Опираясь на расширенную и детализованную классификацию фитоценотипов Раменского—Грайма, автор предложил использовать для классификации продукционных стратегий сочетание интенсивности и устойчивости (длительности) продукционных процессов. В результате получается 4 типа продукционных стратегий, аналогичных 4 типам темпераментов: 1) низкая интенсивность—высокая устойчивость (классический патиент, но также виолент неблагоприятных условий, «флегматик», «стайер»); 2) высокая интенсивность—низкая устойчивость (эксплерент благоприятных условий, «холерик», «спринтер»); 3) «золотая середина»: (достаточно) высокая интенсивность—(достаточно) высокая устойчивость (виолент благоприятных условий, «сангвиник»); 4) низкая интенсивность—низкая устойчивость (это сочетание, не предусмотренное Раменским и Граймом, вероятно, существует в группе эксплерентов; это аддиторы, в смысле Работнова, «меланхолики»). Выделенные варианты, очевидно, представляют основные (неадаптивные) конституциональные типы, определяющие в конкретных условиях выбор «жизненных стратегий» (ценотип), и комплекс более частных адаптаций. Предложено интерпретировать выделенные типы продукционных стратегий, используя понятия и методы биоморфологии — науки о ЖФ — и опираясь на разработанный Серебряковым онтогенетический подход к их изучению. При этом интенсивность продукционных процессов выражается и регистрируется темпами новообразования органов, а длительность — продолжительностью циклов развития

побеговых систем разного порядка. Предлагается сопоставлять сложную цикличность процессов новообразования и отмирания органов и побеговых систем разного порядка у представителей разных стратегий и ценотипов. Это проиллюстрировано серией примеров.

Ю. В. Гамалей (БИН АН СССР) проанализировал различия в структуре и функционировании проводящей системы у древесных и травянистых двудольных. Древесные ЖФ в целом характеризуются более стабильными донорно-акцепторными связями и значительным постоянством направлений транспорта по проводящей системе. Травянистые ЖФ отличаются более подвижными донорно-акцепторными связями, их проводящая система способна обеспечивать более высокую мобильность транспортных потоков. Выявленное различие связано с тем, что древесные двудольные имеют в основном симпластический механизм загрузки и разгрузки флоэмы. Это позволяет им использовать в качестве транспортных соединений олигосахариды рафинозной группы, что обеспечивает дополнительные резервы для интенсификации дальнего (осевого) транспорта. Апопластический механизм, свойственный травянистым двудольным и связанный с использованием сахарозы в качестве основного транспортного соединения, имеет бо́льшие возможности интенсификации и переориентации направлений ближнего (радиального) транспорта. В эволюции древесных ЖФ со сравнительно стабильной системой распределения ассимилятов функционирование флоэмы, вероятно, лимитировали возможности дальнего транспорта. В паренхимных клетках их проводящей системы усиливались плазмодесменные связи и интенсифицировался симпластический механизм загрузки. В эволюции травянистых растений, имеющих более мобильную систему связей между зонами, производящими и потребляющими ассимиляты, развитие структуры паренхимных клеток шло по пути совершенствования апопластического механизма загрузки, обеспечивающего ближний транспорт.

Л. А. Жукова (МГПИ) посвятила свой доклад поливариантности онтогенеза луговых растений, которая может быть размерной, морфологической (включая разнообразие ЖФ), ритмологической, временно́й и многообразием воспроизведения. Это разнообразие рассматривается как набор адаптаций к изменяющейся внешней среде. Временная (динамическая) поливариантность онтогенеза проявляется в нескольких формах, которые встречаются в разных сочетаниях; это определяет возможность большого числа путей полного онтогенеза. Предполагается, что поливариантность онтогенеза — общебиологическое явление.

Г. Т. Кандалова (Репетекская песчано-пустынная станция и заповедник Института пустынь АН ТССР) детально изучила побегообразование и ЖФ видов селинов (*Stipagrostis*) в эколого-генетическом псаммогенном ряду фитоценозов Восточных Каракумов. Описаны три экологически обусловленные ЖФ селинов, приуроченные соответственно к задерненным, слабо задерненным и подвижным пескам. Докладчик представила слушателям впечатляющую картину эволюции рода *Stipagrostis* и ЖФ в его пределах на фоне истории Туранской равнины с конца третичного периода.

Доклад **Т. Г. Дервиз-Соколовой и А. Г. Еленевского** (МГПИ) был посвящен ЖФ лютиков природной флоры СССР. Охарактеризованы общие морфобиологические особенности моноподиального побега и его структурные изменения в связи с образованием той или иной ЖФ. Сходные ЖФ (независимо от родства) имеют виды, живущие в сходных условиях.

Л. Н. Дорохина (МГПИ) рассмотрела модели побегообразования и ЖФ в роде *Artemisia*, включающем как травянистые, так и полудревесные формы. Изучение онтоморфогенеза показало, что на базе одной модели строятся разные ЖФ полыней, а на основе разных моделей — сходные ЖФ.

Т. И. Серебрякова (МГПИ) проанализировала особенности структуры и поведения зимующих почек возобновления растений типичных сообществ разных ботанико-географических зон СССР по материалам серии ритмологических работ, выполненных Серебряковым и его учениками и сотрудниками в период 1947—1977 гг. Выявлены абсолютное преобладание биологически открытых почек зимой в некоторых сообществах с ритмом средиземноморского типа (Крым, Дагестан) и очень значительный процент их участия в травяных и кустарничковых фитоценозах (степи, луга, тундры), а также в смешанных и лиственных лесах. Прослежены связи между типом почек и типом структуры и онтогенеза побегов. Наиболее постоянна коррелятивная связь между открытыми или смешанными почками и розеткообразующими побегами; закрытые почки формируются преимущественно у растений с удлиненными безрозеточными побегами, а также, особенно в тенистых лесах, и при розеткообразующем типе побегов. Эфемероидный образ жизни способствует образованию закрытых (пролептически открывающихся) почек независимо от типа побега. Во многих типах растительности очень четко проявляется сформулированное Серебряковым «правило уподобления большинству» видов, в частности по признаку строения почек.

В. Б. Иванов (МГПИ, ИОНХ АН СССР) рассмотрел причины, определяющие возможность быстрого ветвления корневых систем. Докладчик продемонстрировал простой метод расчета продолжительности формирования бокового корня. При действии различных неспецифичных факторов длительность развития бокового корня меняется относительно мало; только ингибиторы, эффективно подавляющие деления клеток, останавливают образование бокового корня. Расстояние между растущей верхушкой и ближайшим боковым корнем определяется в значительной степени скоростью роста корня. Аналогичные подходы могут быть использованы при изучении побегов. Рассмотрены общие принципы регуляции длительности роста отдельных органов; она часто более устойчива, чем скорость роста. По этой причине меняется размер закончивших рост листьев, расположенных по побегу.

М. Т. Мазуренко (Батумский ботанический сад) и **А. П. Хохряков** (Биолого-почвенный институт ДВНЦ) считают геофилию одним из основных путей экологической эволюции биоморф растений в Арктике и субарктических высокогорьях, где господствующие в растительных группировках ЖФ — шпалерные кустарнички, кочкообразующие и подушковидные растения — обладают высокой степенью геофилии. На конкретных примерах показано, что степень геофилии растений увеличивалась в процессе приспособления их к обитанию в экстремальных условиях Арктики и высокогорий. Продемонстрированы различные формы геофилии арктических и высокогорных субарктических растений; большинство этих форм носит активный приспособительный характер. **А. П. Хохряков** поделился с аудиторией некоторыми мыслями о проблемах ЖФ у низших растений.

В докладе **Н. И. Шориной** (МГПИ) рассмотрена специфика роста ряда длиннокорневищных акрогенных папоротников умеренных широт. Показано, что морфологическая организация папоротников не достигла уровня истинных кормофитов. Сходство стратегии роста у изученных видов проявляется в возрастной зональности их зарослей и отсутствии резкой грани между организменным и популяционным уровнями жизни.

В ходе конференции был сделан обзор стендовых докладов (**Л. Е. Гатцук, Л. М. Шафранова**, МГЗПИ) и проведено их обсуждение. Анализ их содержания выявил разнообразие тех направлений морфологии, в которых нашли применение и развитие идеи И. Г. Серебрякова; показано, что существенно расширился круг объектов изучения ЖФ, включивший, кроме цветковых растений природной флоры СССР, тропические растения Кубы, папоротники и пресноводные планктонные водоросли.

Все доклады вызвали интерес и оживленное обсуждение.

В заключение участники конференции предложили ходатайствовать перед вышестоящими организациями о присвоении имени И. Г. Серебрякова одному из новых заповедников, расположенных в местах, где он проводил полевые исследования.

Л. М. Шафранова.

Московский государственный заочный педагогический институт. Получено 21 II 1985.

УДК 002.704.31 (063) : 631.175 Бот. журн., т. 71, № 7

ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ «ПРОДУКТИВНОСТЬ СЕНОКОСОВ И ПАСТБИЩ» (Пущино, 23—25 IV 1985)

YU. V. TITOV. THE ALL-UNION CONFERENCE «HAY-MOWING AND GRAZING LAND PRODUCTIVITY» (PUSHCHINO, 23—25 IV 1985)

Совещание было организовано в соответствии с планом работ Научного совета АН СССР по проблемам биогеоценологии и охраны природы и Института почвоведения и фотосинтеза АН СССР. В его работе приняли участие 100 человек из 42 городов, представляющих 58 научных, учебных и производственных организаций страны. На совещании впервые за последние годы были широко представлены результаты исследований, проводимых как АН СССР, так и организациями Министерства сельского хозяйства СССР, что способствовало объединению усилий в области рационализации использования естественных кормовых угодий.

На обсуждение были вынесены следующие проблемы: 1) процессы, определяющие продуктивность травяных биогеоценозов; 2) продуктивность сенокосов и пастбищ различных природных зон СССР; 3) методы рационального использования и повышения продуктивно-

сти сенокосов и пастбищ; 4) влияние хозяйственного использования и промышленной деятельности на продуктивность естественных кормовых угодий.

На пленарных заседаниях был поднят широкий круг вопросов: анализ продукционного процесса сенокосов и пастбищ в различных природных зонах СССР (доклады Н. И. Базилевич, А. А. Горшковой, И. Ф. Момотова), продуктивность компонентов травяных биогеоценозов и круговорот в них химических элементов (Э. А. Штина и Г. Н. Перминова, А. А. Титлянова), анализ ведущих факторов формирования урожая (К. А. Куркин, В. Д. Лопатин), ценопопуляционные, структурные и эколого-физиологические аспекты продукционного процесса (А. А. Жукова, Т. Х. Тамметс и Х. Г. Тооминг, М. Ф. Фролова и др.), сравнительная энергетическая эффективность возделывания зерновых и многолетних трав (Г. А. Булаткин), охрана и восстановление естественных кормовых угодий (М. П. Шилов, Б. Л. Горчаковский и А. В. Абрамчук) и др.

На секционных заседаниях были доложены результаты многолетних стационарных исследований продукционного процесса травяных экосистем в Сибири и Приморье (Ю. В. Львов и Л. Ф. Шепелева, Г. Г. Куликов, В. Л. Морозов и Г. А. Белая, В. А. Снытко и др.), Карелии (Л. Г. Козлов), Прибалтийских республиках (Я. Г. Лийв, Л. Ю. Каджюлис и В. А. Висиляускене, Д. Панцекаускене и Р. Пакальнис), Белоруссии (В. И. Парфенов и Г. А. Ким, И. Д. Юркевич и С. А. Бусько, Н. В. Елиашевич), в республиках Средней Азии (К. И. Исаков, А. А. Мадаминов, В. М. Шихотов, А. Н. Осина и др.) и в других районах страны. Всего на совещании было заслушано 46 докладов и рассмотрено около 30 стендовых сообщений.

Поставленные на совещании вопросы были тесно связаны с Продовольственной программой СССР, в частности с проблемой кормопроизводства. Докладчики убедительно показали, что кормопроизводство на естественных сенокосах и пастбищах имеет ряд преимуществ перед полевым кормопроизводством: 1) оно дает более полноценный состав кормов, 2) требует меньших энергетических и трудовых затрат на производство единицы продукции, 3) оказывает меньшее отрицательное влияние на окружающую среду; при этом урожаи на естественных угодьях более устойчивы в условиях пространственно-временной изменчивости агроэкологического потенциала территории.

Во многих докладах отмечалось, что сложившаяся практика хозяйственного использования естественных кормовых угодий в ряде районов страны неудовлетворительна. Наблюдаются снижение продуктивности травостоев, обеднение их видового состава, выпадение ценных кормовых трав, появление сорных и ядовитых растений, усиление почвенной эрозии. За последние 30 лет в результате нерационального хозяйствования из земельного фонда страны выбыли миллионы гектаров естественных пастбищ и сенокосов.

Основной причиной этих явлений совещание считает отсутствие единой долгосрочной стратегии развития лугово-пастбищного хозяйства страны. Ориентация на зернопроизводство для кормовых целей приводит к широкой, не всегда обоснованной распашке лучшей части естественных кормовых угодий; снижается площадь сенокосов и пастбищ при увеличении поголовья скота; во многих районах страны истощаются почвы кормовых угодий вследствие недостаточного и нерационального внесения удобрений; возрастают масштабы техногенной и рекреационной дигрессии сенокосов и пастбищ.

Участники совещания констатируют, что можно десятилетиями весьма эффективно использовать естественные кормовые угодья, если выполнять агротехнические, организационные и природоохранные мероприятия, рекомендуемые научными учреждениями. За последние годы в области фундаментальных исследований достигнуты заметные успехи. Используя системный подход, изучая реакцию растений на организменном и популяционном уровнях с привлечением динамических математических моделей, удалось проследить пространственно-временные преобразования различных травяных биогеоценозов при изменении экологических факторов и антропогенной нагрузки и дать прогнозы состояния сенокосов и пастбищ в условиях проведения различных хозяйственных мероприятий. Значительно продвинулись работы по изучению взаимосвязи фотосинтетической деятельности, водного режима и продуктивности травостоев в условиях интенсивного регулирования урожая. Появляются работы по анализу энергетической эффективности возделывания кормовых культур. Такой анализ дает возможность количественно оценить энергетическую стоимость производства различных сельскохозяйственных культур и выбрать наиболее эффективную стратегию использования земельных ресурсов.

На совещании признано необходимым расширять и развивать работы по следующим направлениям:

1) изучение адаптации растений к различным природным и антропогенным факторам; 2) изучение экологии видов трав с целью выявления наиболее продуктивных и ценных в кор-

мовом отношении, устойчивых к скашиванию и стравливанию, отзывчивых на удобрения и орошение; 3) ценопопуляционные исследования, позволяющие выявить условия создания и существования высокопродуктивных и устойчивых фитоценозов; 4) изучение продукционного потенциала природных травяных сообществ и его изменений при антропогенных воздействиях; 5) исследования круговорота химических элементов в различных типах травяных биогеоценозов при тех или иных вариантах хозяйственного использования и внесении удобрений; 6) развитие мониторинга травяных экосистем, включающего применение дистанционных методов, для оценки продуктивности и состояния сенокосов и пастбищ; 7) разработка научных основ восстановления коренной растительности, а также природоохранного и хозяйственного статуса охраняемых луговых и степных массивов как эталонов природных экосистем с богатым флористическим составом.

Особое научно-практическое значение для разработки системы рационального использования сенокосов и пастбищ, по мнению участников совещания, имеет проведение на новом уровне районирования естественных кормовых угодий и агропроизводственной группировки земель. Подобно зональным системам земледелия, необходимо создать зональные системы лугово-пастбищного хозяйства. Основной формой представления хозяйственно значимой информации о естественных кормовых угодьях должна быть картографическая. Участники совещания обратились к Госплану, ГКНТ и Министерству сельского хозяйства СССР с просьбой развернуть в XII пятилетке работы по инвентаризации естественных кормовых угодий страны на единой классификационной основе с созданием средне- и мелкомасштабных карт по природным регионам СССР.

Чтобы располагать объективными данными о лугово-пастбищном хозяйстве страны и улучшать его состояние, необходимо: 1) при землеустройстве производить разработку и оценку альтернативных вариантов сельскохозяйственного использования земель — пашня, культурные сенокосы и пастбища, естественные кормовые угодья; 2) определить рекомендуемые научными организациями дифференцированные по типам земель нормативы минимальной дозы лугов в структуре земельных угодий; 3) обязательно включать в форму отчетности ЦСУ данные об урожайности естественных кормовых угодий.

Участники совещания предложили научно-исследовательским учреждениям и опытным станциям заложить географически репрезентативную сеть луговых заказников в качестве естественных сенокосов и пастбищ со строго регулируемой нагрузкой. Институтам ВАСХНИЛ, зональным исследовательским и учебным институтам Министерства сельского хозяйства СССР совещание рекомендовало ряд научно-прикладных исследований природных сенокосов и пастбищ и разработку способов их многолетнего оптимального использования. В документах совещания содержатся рекомендации по улучшению подготовки в вузах специалистов-луговодов, а также по улучшению горных пастбищ в республиках Средней Азии и ряд других («Решение Всесоюзного совещания. . .», ОНТИ НЦБИ в Пущине, 1985. 10 с.).

В заключение можно отметить большое научно-практическое значение прошедшего совещания, на котором обсуждались важные и наболевшие проблемы лугово-пастбищного хозяйства страны. Очередное всесоюзное совещание по продуктивности сенокосов и пастбищ состоится в 1988 г. в г. Алма-Ата.

Ю. В. Титов.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 13 III 1986.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

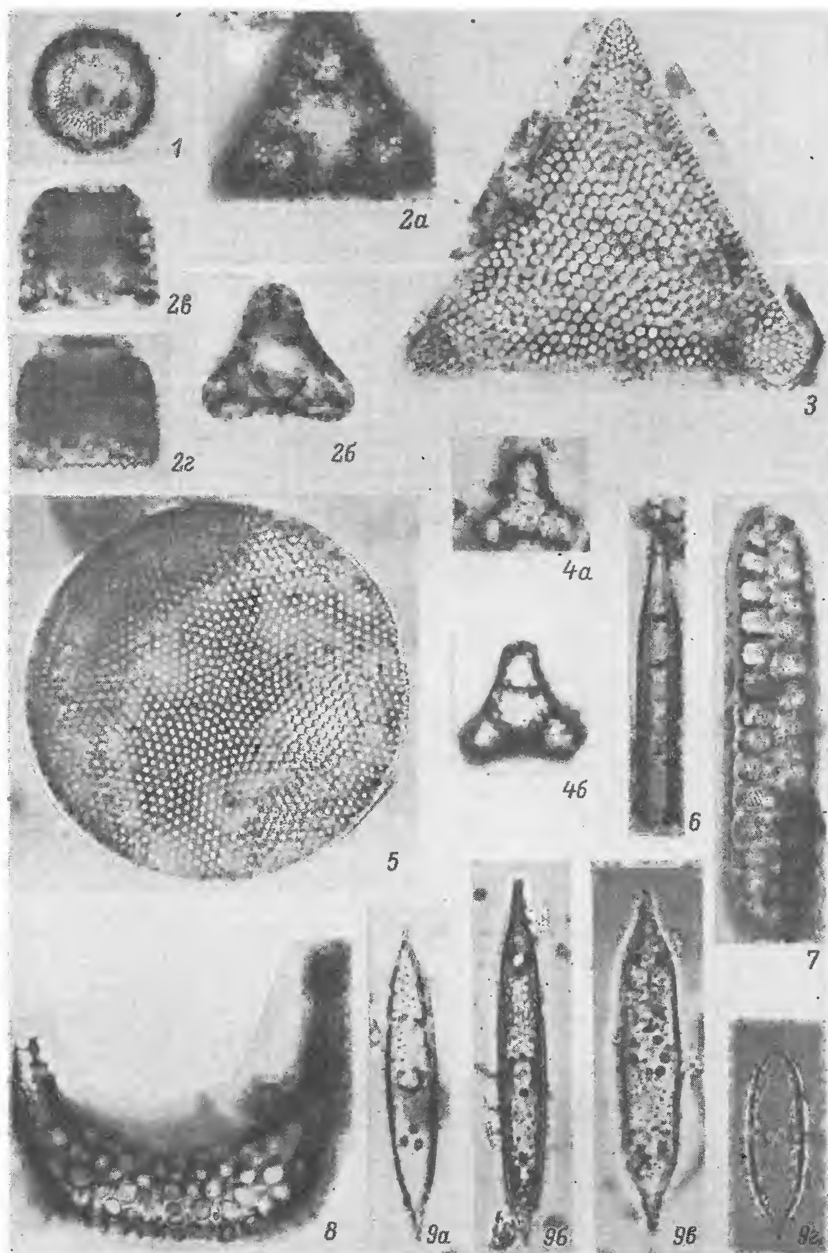


Таблица I. Некоторые характерные виды восточно-камчатской палеогеновой флоры диатомовых водорослей

1 — *Melosira architecturalis*; *2а—2г* — *Lisitzinia kanayai* (*2а* — вид створки сверху, *2б* — вид створки изнутри; *2в* *2г* — загиб створки, разные фокусы); *3* — *Pseudotriceratium coscinoides*; *4а*, *4б* — *Lisitzinia inconspicua* var. *trilobata*; *5* — *Coscinodiscus denarius*; *6* — *Rhiedelia borealis*; *7* — *Entopyla frickei*; *8* — *Hemiaulus incisus*; *9а—9г* — *Kisseleviella cuspidata*. ×900. *1—9а* — каньон Ольги, обр. Г/36; *9б—9г* — каньон Ольги, обр. 36/1-2, поздний эоцен (?)—ранний олигоцен (?).

К с. 852

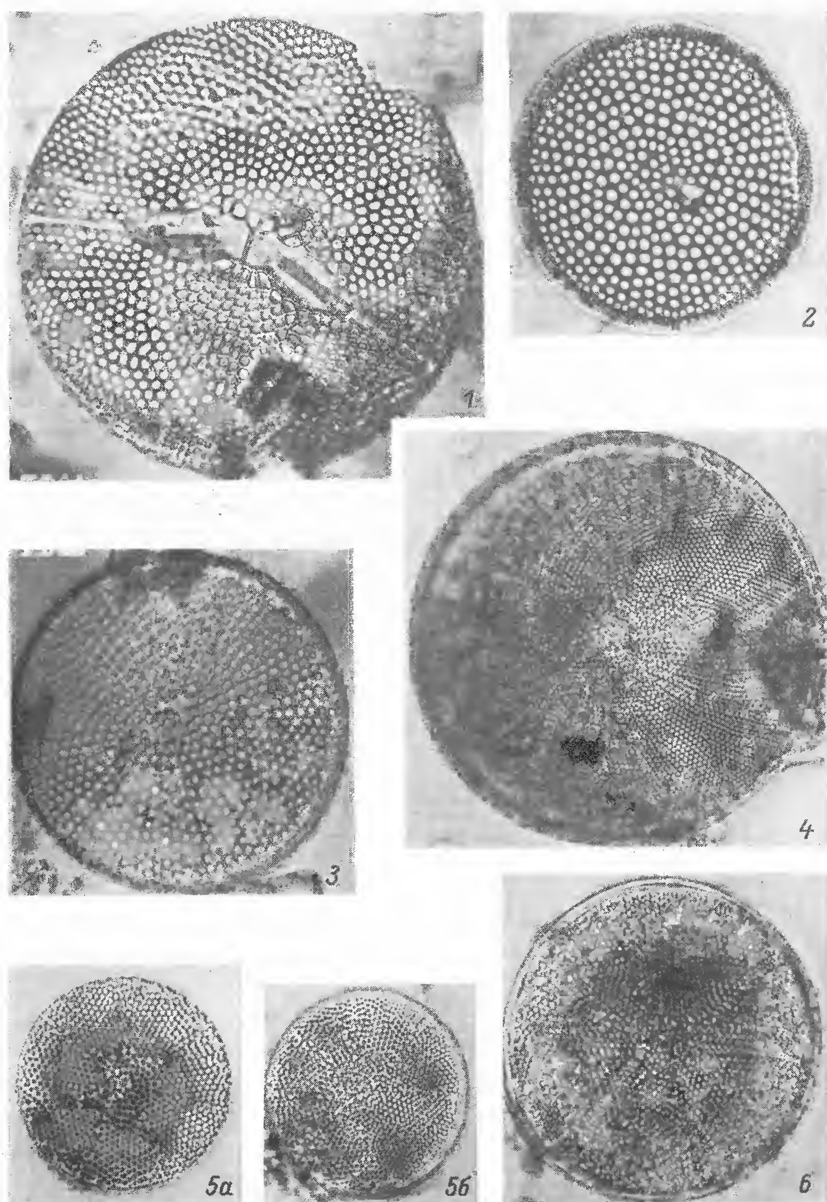


Таблица II. Некоторые характерные виды восточно-камчатской палеогеновой флоры диатомовых водорослей.

1 — Rylandsia connivента; 2 — Coscinodiscus tuberculatus; 3 — C. gombosii; 4 — C. spiroides; 5а, 5б — C. sectorialis, 6 — C. subtilis. ×900. Каньон Ольги, обр. Г/36.

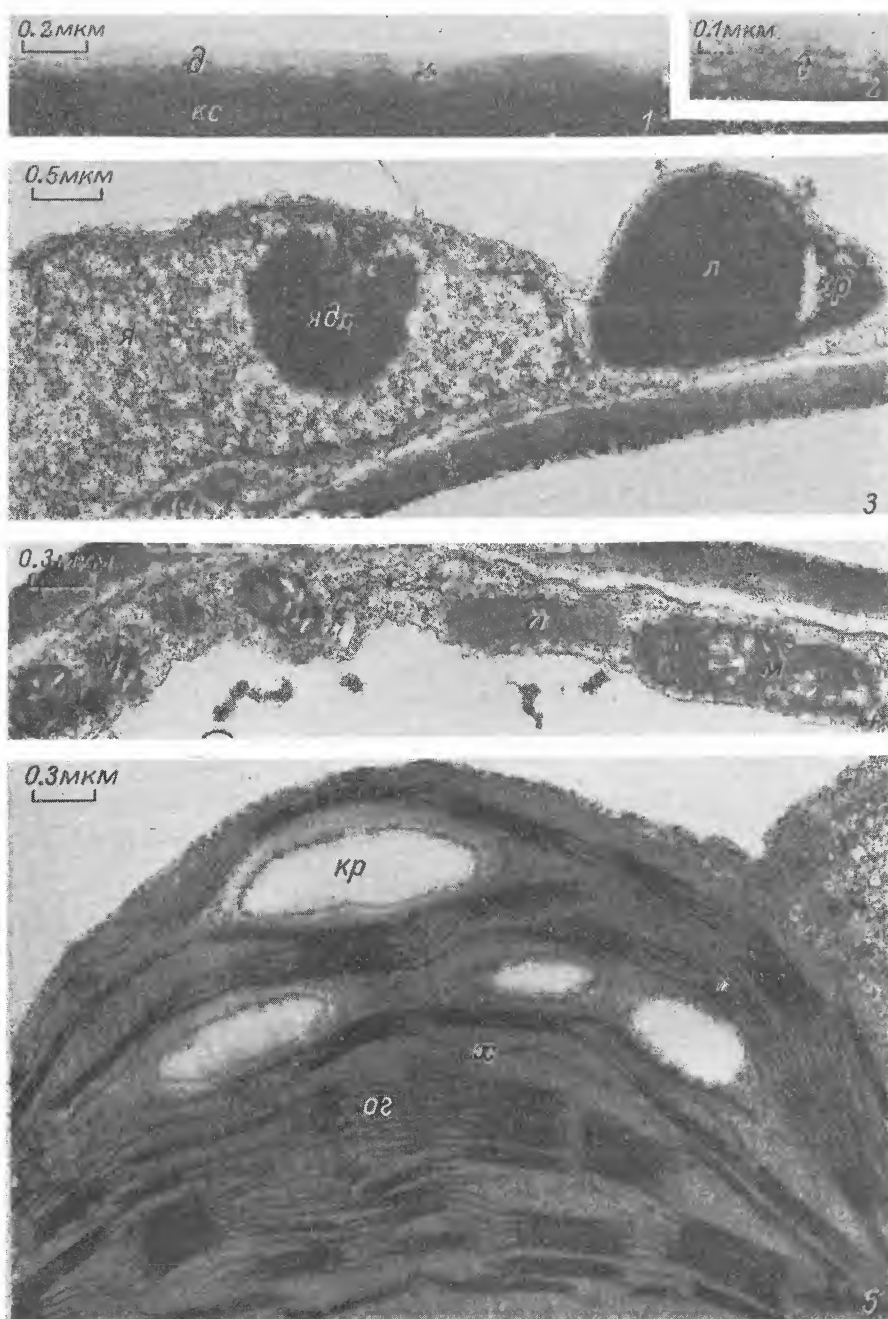


Таблица I. Надводный лист *Hygrophila polysperma*.

1 — наружная стенка основной эпидермальной клетки (абаксиальная сторона); *2* — фрагмент кутикулы абаксиальной стороны; *3*, *4* — фрагменты эпидермальных клеток; *5* — хлоропласт из клетки палисадной паренхимы. *д* — дендриты, *к* — кутикула, *кс* — клеточная стенка, *кр* — крахмал, *л* — лейкопласт, *м* — митохондрия, *ог* — осмиофильная глобула, *п* — пероксисома, *х* — хлоропласт, *я* — ядро, *ядр* — ядрышко.

К с. 884

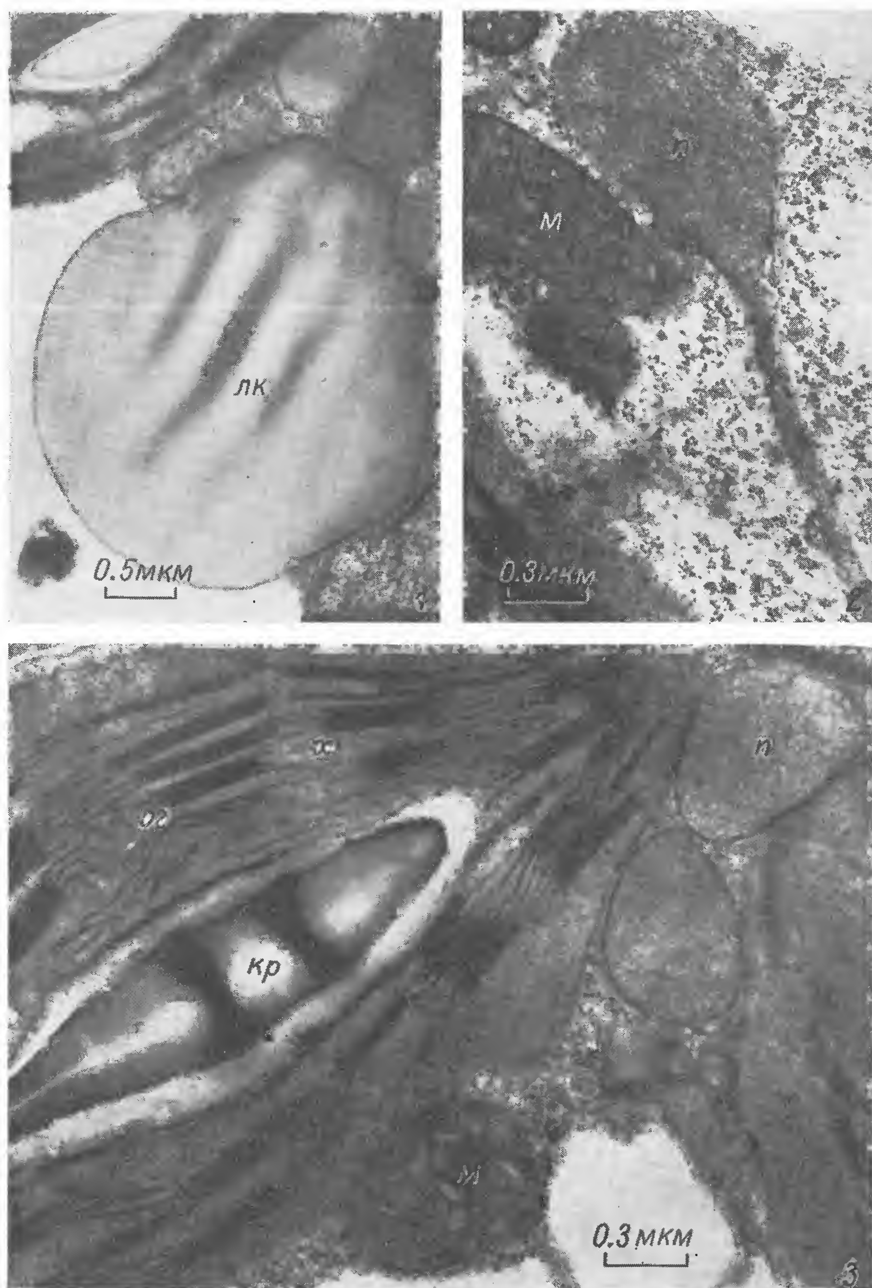
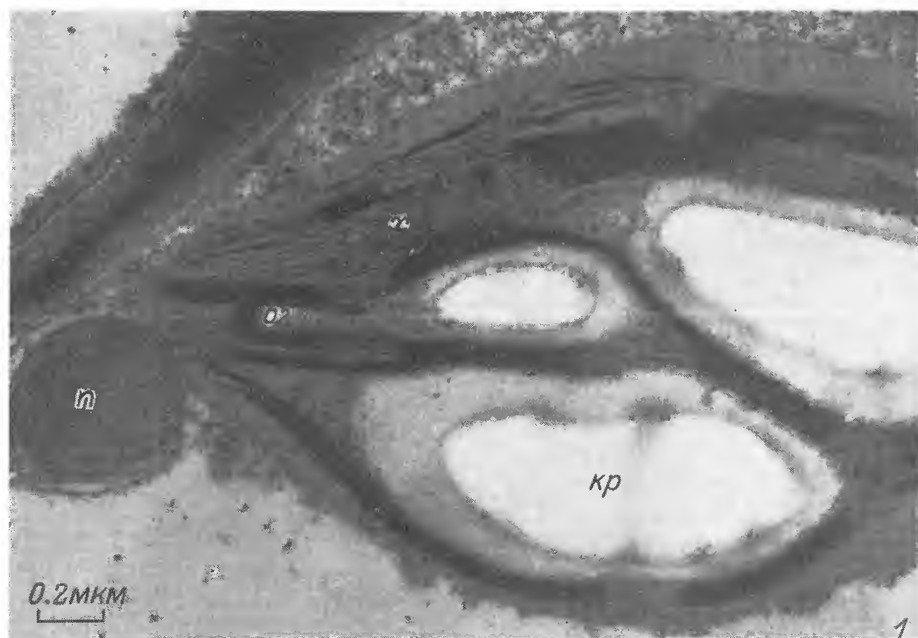


Таблица II. Фрагменты клеток палисадной паренхимы надводного листа *Hygrophila polysperma* (*1—3*).

лк — липидная капля; остальные обозначения, как на табл. 1.





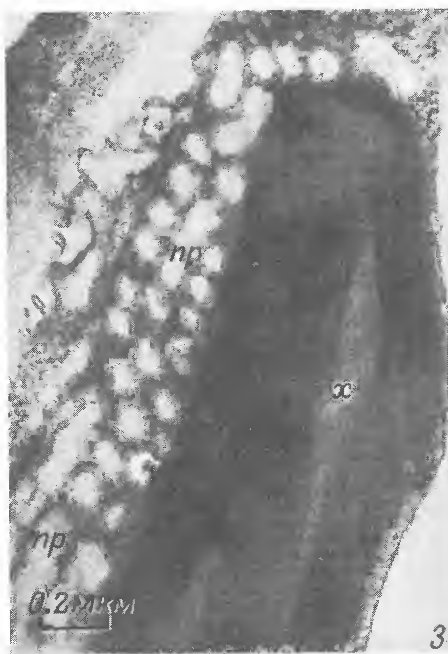


Таблица III. Фрагменты хлоропластов листа *Hygrophila polysperma.*

1 — в клетке губчатой паренхимы надводного листа, *2* — палисадной паренхимы подводного листа, *3* — губчатой паренхимы подводного листа. *пр* — периферический ретикулум; остальные обозначения, как на табл. I.

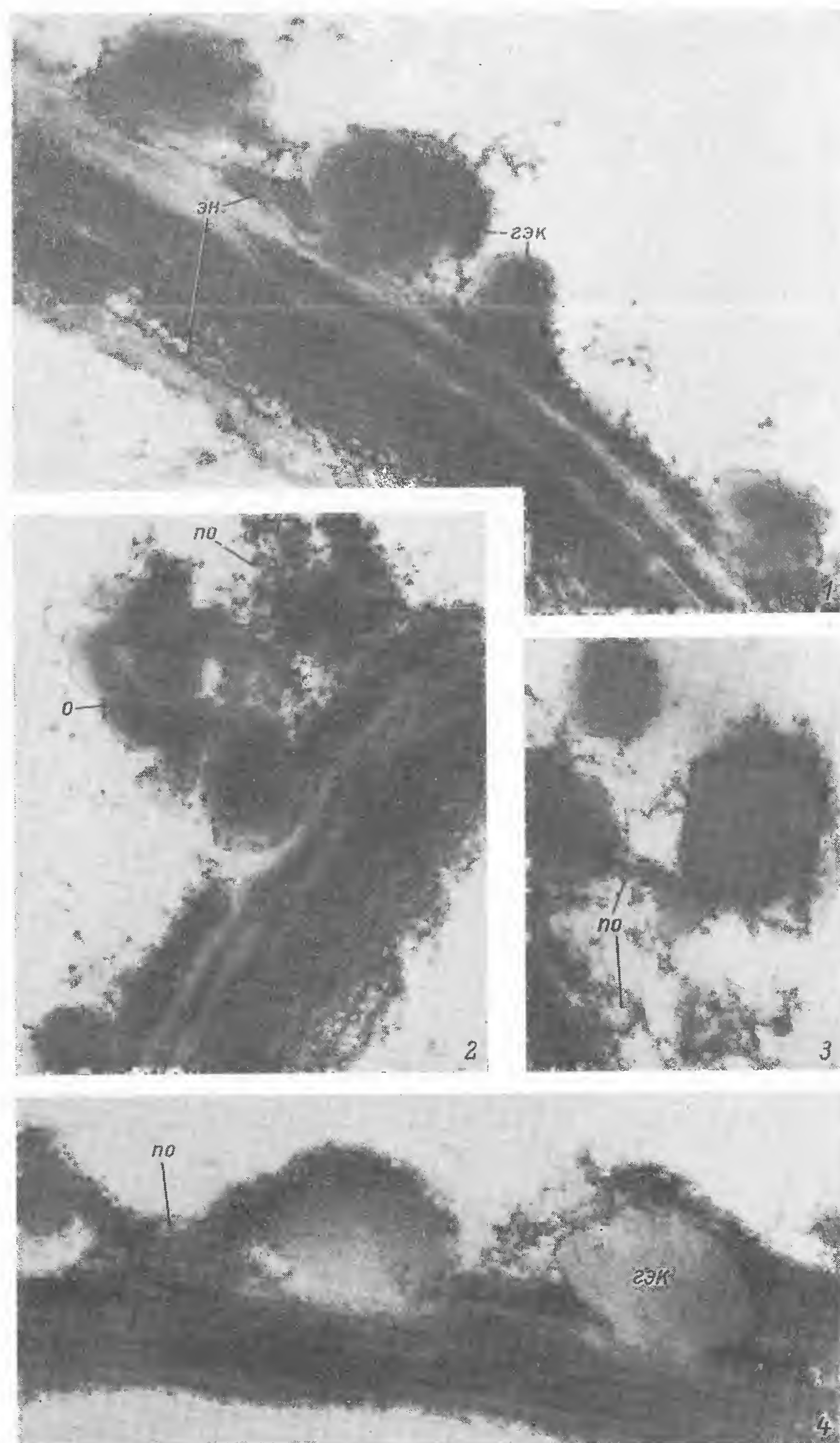


Таблица I. Строение спородермы пыльцевых зерен *Taxus baccata* var. *caucasica* из заповедника Гек-Гель.

1 — ×70 000, *2* — ×54 000, *3* — ×66 000, *4* — 68 000. *гэк* — гранула эктэкзины, *о* — орбикула, *по* — «периноподобная оболочка», *эн* — эндэкзина.

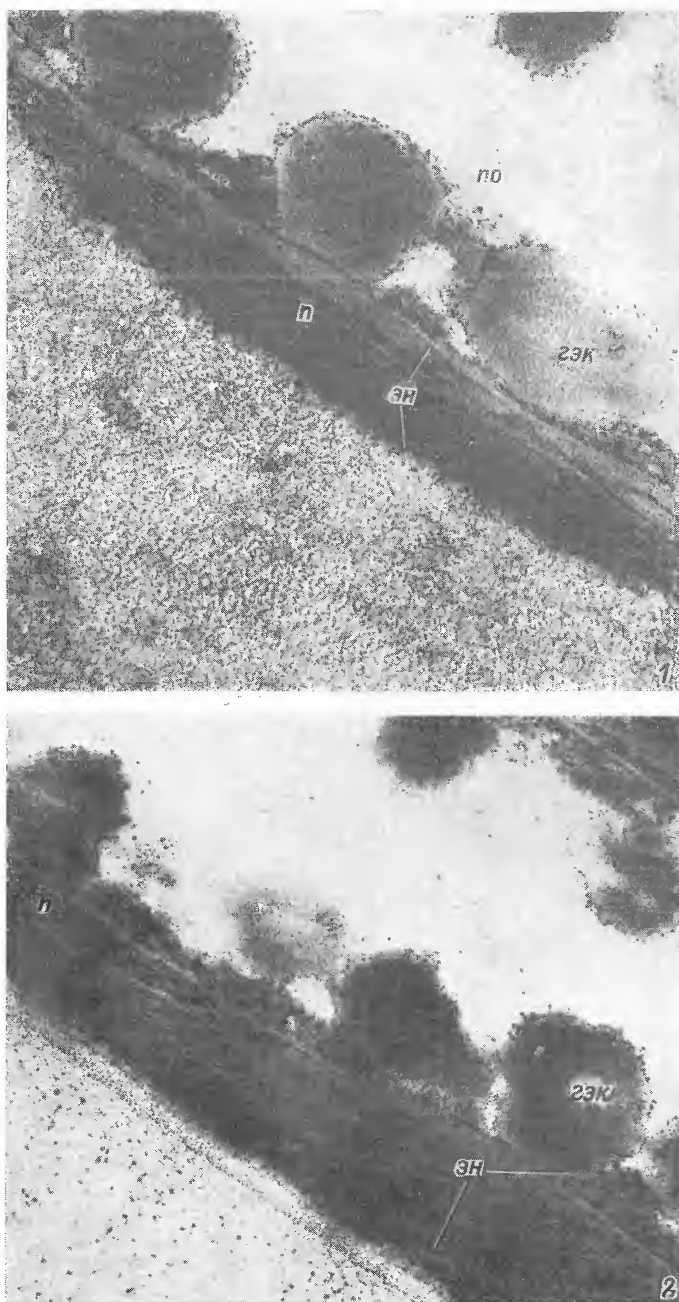


Таблица II. Строение спородермы пыльцевых зерен *Taxus baccata* var. *caucasica* из Талыша. *1* — ×75 000, *2* — ×65 000; *п* — полость в эндэкзине; остальные обозначения, как в табл. I.

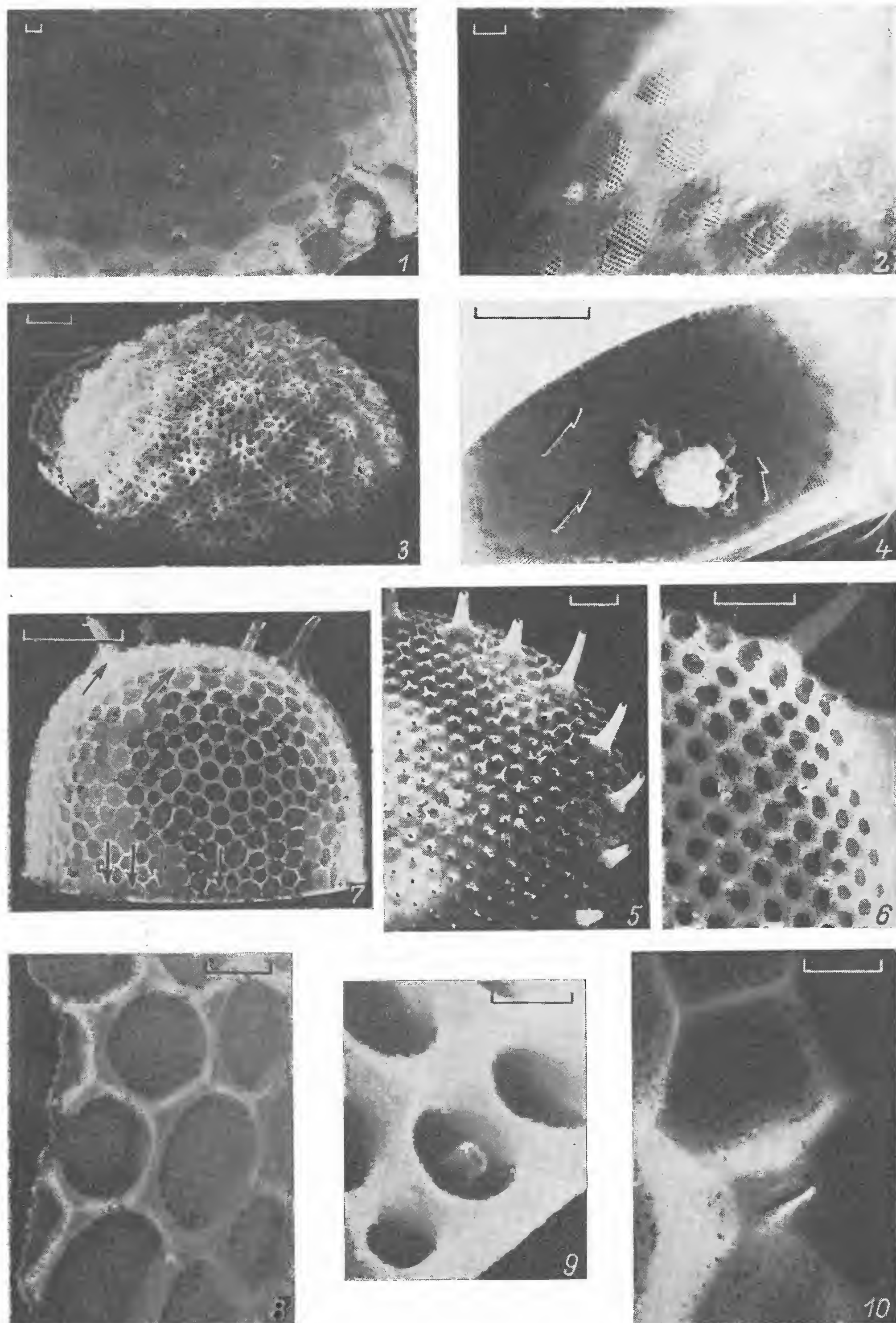


Таблица.

1 — *Pyxidicula weyprechtii*, внутренняя поверхность створки, поздний мел, восточный склон Урала; *2* — *P. arctica*, внутренняя поверхность края створки, палеоцен, Ульяновская обл.; *3*, *4* — *P. charcoviana*: *3* — наружная поверхность створки, *4* — внутренняя поверхность створки со сплошным крибрумом и внутренними отверстиями выростов (*стрелки*), эоцен, Воронежская обл.; *5*, *6* — *P. joynsonii*: *5* — наружная поверхность створки, *6* — внутренняя поверхность створки, эоцен, Воронежская обл.; *7—10* — *P. nipponica*: *7* — наружная поверхность створки с трубками лабиатных выростов (*стрелки*); *8* — локулы с наружной поверхности; *9* — наружная трубка лабиатного выроста, расположенного на крибруме ареолы; *10* — внутренняя структура лабиатного выроста, фитопланктон, Охотское море. *1—10* — СЭМ.
Шкала, мкм: *1*, *2*, *8—10* — 1; *3—7* — 10.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1986, т. 71, 7, 841—1002.